

UNIVERSITE DE MONTPELLIER
FACULTE DES SCIENCES

THESE

présentée à la faculté des Sciences de Montpellier
pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles

SUR LE RHIZOPHORE DE SELAGINELLA KRAUSSIANA A. BR.
DEROULEMENT DE LA CROISSANCE ET CORRELATIONS

par

Bernadette FOULETIER
Licenciée ès Sciences

Soutenue le 25 Juin 1969 devant la commission d'examen

Jury :	M.	Ch.	SAUVAGE	Président
	Mme	N.	PARIS-PIREYRE	} Assesseurs
	M.	H. B.	LÜCK	
	M.	P.	NEVILLE	



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551917_0013

UNIVERSITE DE MONTPELLIER

FACULTE DES SCIENCES

THESE

présentée à la faculté des Sciences de Montpellier
pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles

SUR LE RHIZOPHORE DE SELAGINELLA KRAUSSIANA A. BR.
DEROULEMENT DE LA CROISSANCE ET CORRELATIONS

par

Bernadette FOULETIER

Licenciée ès Sciences

Soutenue le Juin 1969 devant la commission d'examen

Jury : M. Ch. SAUVAGE Président

Mme N. PARIS-PIREYRE

M. H. B. LÜCK

M. P. NEVILLE

} Assesseurs



Doyen A. CASADEVALL

Délégué au Conseil de l'Université CH. SAUVAGE

Premier Assesseur

Délégué au Conseil de l'Université P. DUMONTET

Deuxième Assesseur

Directeur du Collège Scientifique universitaire de
PERPIGNAN J. RABINOVITCH

Directeur de l'I.P.E.S. M. MAURIN

Chef des Services Administratifs E. SIAU

Doyen honoraire : P. MATHIAS

Professeurs honoraires :

R. JACQUES	J. SOULA
M. CASTERAS	G. DENISOT
E. CARRIERE	J. GRANIER
E. TURRIERE	CH. BOUHET

Professeurs titulaires :

M.	M. MOUSSERON	Chimie Organique
M.	J.P. ROIG	Physique
M.	P. CHATELAIN	Minéralogie et Cristallographie
M ^{le}	O. TUZET	Zoologie
M.	G. COUCHET	Mécanique Supérieure
M.	J. SALVINIEN	Chimie-Physique
M ^{le}	A.M. VERGNOUX	Physique
M.	J. AVIAS	Géologie
M.	P. VIELES	Chimie
M.	J. RABINOVITCH	Physique (C.S.U. P.)
M.	E. KAHANE	Chimie Biologique
M.	J.J. MOREAU	Mécanique Rationnelle
M.	B. CHARLES	Mathématiques pures
M.	J. MOTTE	Biologie Végétale
M.	P. JOUTY	Physique
M.	P. DUMONTET	Physique
M.	R. LEGENDRE	Zoologie
M.	I. ASSENMACHER	Physiologie Animale
M.	A. CASADEVALL	Chimie Organique
M.	B. PISTOULET	Physique
M.	Ch. ROUMIEU	Analyse supérieure

M.	J. ROBIN	Physique
M.	A. POTIER	Labor. des Acides Minéraux
M.	R. LAFONT	Physique
M.	R. JACQUIER	Chimie
M.	J. FALGUEIRETTES	Minéralogie
M.	J. REGNIER	Chimie
Mme	J. CHARLES	Mathématiques
M.	P. CAILLON	Physique
M.	J. ROUZAUD	Chimie
M.	Ch. SAUVAGE	Botanique
M.	H. CHRISTOL	Chimie (E.N.S.I.)
Mme	G. VERNET	Biologie animale
M.	L. CECCHI	Physique
M.	H. ANDRILLAT	Astronomie
M.	M. SAVELLI	Physique
M.	M. MATTAUER	Géologie
M.	L. EUZET	Zoologie (C.S.U.P.)
M.	C. DELOUPY	Physique
M.	L. GRAMMIST	Botanique
M.	A. BONNET	Botanique.

Professeurs sans chaire

Mme	M.L. POUCQUES	Botanique (C.S.U. P.)
M.	P. MURAOUR	Géophysique Appliquée
M.	G. TOURNE	Chimie
M.	J. REMY	Géologie
M.	P. DEMANGEON	Géologie
M.	A. BONNET	Botanique
Mme	S. ROBIN	Physique
Mme	Ch. DUBOÛL-RAZAVET	Géologie (C.S.U. P.)
M.	E. GROUBERT	Physique

Mme	H. GUASTALLA	Biologie Physico-Chimique
M.	G. LAMATY	Chimie
M.	F. PROUST	Géologie
Mle	A. BAILLETTE	Mathématiques (C.S.U. P.)
M.	A. BASSOMPIERRE	Physique
M.	R. MARTY	Psychophysiologie
M.	M. MAURIN	Chimie
M.	N. ROBY	Mathématiques
Mme	N. PARIS	Physiologie Végétale

Professeurs Associés

M.	E. AKUTOWICZ	Mathématiques
M.	A. MICALI	Mathématiques
M.	C. VAGO	Biologie animale
M.	K. KOHLER	Biochimie
M.	C. QUATE	Physique

Maîtres de Conférences

M.	R. GAUFRES	Chimie
M.	J.J. SOULIER	Chimie (C.S.U. P.)
M.	J. PARIS	Zoologie
M.	P. MOLINO	Mathématiques
M.	G. BOUGNOT	Physique
M.	Y. GUITTON	Physiologie végétale (C.S.U. P.)
M.	G. BOMBRE	Physique (C.S.U. P.)
M.	C. PUISSEGUR	Biologie Animale (C.S.U. P.)
M.	P. VIALLET	Chimie (C.S.U. P.)
M.	J.M. MORETTI	Chimie

M. L. THALER	Géologie
M. J. LEGRAND	Physiologie animale
M. M. ROUZEYRE	Physique
M. P. SABATIER	Mathématiques
M. Ch. CASTAING	Mathématiques
M. J. D. BAYLE	Physiologie animale
Mme M. HAKIM	Mathématiques
M. R. HAKIM	Mathématiques
M. M. BAUSSET	Mathématiques (C.S.U.)
M. J.M. MORETTI	Chimie
M. G. LOUPIAS	Mathématiques
M. G. MASCHERPA	Chimie

Maîtres de Conférences Associés

M. Y. CORMARY	Géologie
M. D. DULL	Chimie

Chargés d'Enseignement

M. M. LEFRANC	Mathématiques
Mlle Ch. BARBANCE	Mathématiques (C.S.U.)

SOMMAIRE

<u>AVANT-PROPOS</u>	1
<u>INTRODUCTION</u>	3
<u>METHODES</u>	7
<u>PREMIERE PARTIE : LA CROISSANCE DU RHIZOPHORE DE <u>SELAGINELLA</u></u> <u>KRAUSSIANA A. BR.</u>	13
<u>CHAPITRE 1.-</u> Sur la croissance sous-apicale du rhizophore de <u>Selaginella Kraussiana A. Br.</u>	14
<u>CHAPITRE 11.-</u> Modifications des processus de croissance au cours du développement du rhizophore de <u>Selaginella Kraussiana A. Br.</u>	22
Introduction	22
Méthodes	24
Résultats	25
I- L'accroissement en longueur du rhizophore	25
1- Longueur moyenne des cellules épidermiques ...	26
A- La partie apicale	27
B- La "zone méristématique sous-apicale"	30
C- La "zone d'allongement cellulaire"	32
D- La zone de maturité cellulaire	32
2- Rôles respectifs de la division et de l'allonge- ment cellulaires	35
II-L'accroissement en largeur	39
III-Périodicité	48
Discussion	51
Résumé	53

Références bibliographiques	54
<u>DEUXIEME PARTIE</u> : CORRELATIONS	59
<u>CHAPITRE I.-</u> Relations topographiques entre le rhizo- phore, la ramification caulinaire et la phyllotaxie	60
Variabilité morphologique chez <u>Selagi-</u> <u>nella Kraussiana A. Br.</u>	61
Résumé	61
Introduction	61
Matériel et technique	62
Résultats	62
Conclusion	78
Bibliographie	79
<u>CHAPITRE II.-</u> Influence des parties basales de la plante sur la croissance du rhizophore	82
1- Sur les corrélations morphogénétiques chez les Sélaginelles	83
2- Sur les corrélations chez les Sélaginelles. II. (Etude histologique).	94
3- Sur les corrélations chez les Sélaginelles. III. Mise en évidence d'un phénomène sectoriel.....	112
DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALES	117
RESUME	125
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	127

AVANT - PROPOS
=====

Avant d'exposer ce travail, réalisé au Laboratoire de Botanique de l'Institut de Botanique de Montpellier (Directeur Monsieur le Professeur L. EMBERGER) et à l'Unité de Recherches de Botanique Analytique et Structuralisme Végétal du CNRS (dirigée par Monsieur H.B. LUCK, Maître de Recherches au CNRS), je voudrais exprimer mes remerciements à tous ceux qui m'ont aidée et conseillée dans ces recherches.

Monsieur le Professeur L. EMBERGER, Correspondant de l'Institut, a, dès le début de mes recherches universitaires, suscité par son enseignement ma vocation de chercheur. Il m'a ensuite accueillie avec beaucoup de bienveillance dans son laboratoire et c'est à lui que je dois l'orientation de ces recherches. Je tiens à lui témoigner ma vive gratitude et mon respectueux attachement.

Monsieur H.B. LUCK, Maître de Recherches au CNRS, a assumé la direction de ce travail. Il m'a fait bénéficier de sa compétence et m'a toujours prodigué avec un inlassable dévouement ses conseils et ses judicieuses critiques. J'ai trouvé auprès de lui et de ses collaborateurs l'ambiance sympathique et laborieuse favorable à un travail efficace. Qu'il veuille bien trouver ici le témoignage de ma profonde reconnaissance.

Je remercie vivement Monsieur le Professeur Ch. SAUVAGE, Directeur de l'Institut de Botanique de Montpellier, de l'honneur qu'il me fait en acceptant la présidence de ce jury.

Je voudrais associer à cet hommage Madame le Professeur N. PARIS-PIREYRE qui a bien voulu participer à ce jury et s'intéresser à mes recherches.

Je remercie Monsieur P. NEVILLE, Maître assistant, qui a accepté de venir à Montpellier pour juger ce travail.

J'ai été touchée de l'obligeance avec laquelle Madame J. LUCK m'a fait part de ses connaissances bibliographiques et a participé à la discussion de ce recueil. Qu'elle soit assurée de toute mon amicale gratitude.

Je tiens à exprimer ma sympathie et ma reconnaissance à mes amis et collègues du laboratoire : Mesdames M. ANTELME, A. DECOURT et H. DOBRINSKY, Mademoiselle C. FABRE et Monsieur A. MONTEILLET, qui ont toujours contribué avec beaucoup de dévouement à l'avancement de mes recherches.

Madame R. DURAND-RIVIERES, qui a guidé mes premiers pas dans la carrière de chercheur, mérite toute mon affectueuse reconnaissance.

J'adresse à la mémoire de Madame N. CHOSTENKOF, Docteur ès Sciences, un souvenir reconnaissant.

J'ai plaisir à remercier Mademoiselle M. CALLEJA, Maître assistant à la Faculté des Sciences, pour ses fréquents encouragements.

Je remercie également Monsieur Y. DELANGE, Chef de culture au jardin des Plantes et Messieurs AMIEL et RIVIERES, qui ont mis à ma disposition les Sélaginelles du Jardin des Plantes.

Je remercie Madame A.-M. PALOMBA et Monsieur J. BERTRAND dont les conseils d'ordre bibliographique et technique m'ont été fort utiles.

INTRODUCTION

La nature morphologique du rhizophore des Sélaginelles a fait l'objet de nombreuses controverses.

On peut, expérimentalement, provoquer le développement du jeune rhizophore (méristème angulaire) en rameau feuillé (NAGELI et LEITGEB, 1868 ; BEHRENS, 1897 ; BRUCHMANN, 1905 ; WILLIAMS, 1931 et 1937 et CUSICK, 1954). Ce fait, ainsi que l'origine exogène du rhizophore signalée notamment par NAGELI et LEITGEB (1868), VAN TIEGHEM (1891), WORSDELL (1910) et EMBERGER (1960), a conduit certains auteurs à le considérer comme une tige. TREUB (1877) par exemple pense qu'il faut considérer les porte-racines comme branches, "caulomes".

D'autres caractères permettent de l'assimiler à une racine : c'est en effet un organe aphyllé (WORSDELL, 1910 ; EMBERGER, 1960), qui présente comme les racines un phototropisme négatif (UPHOF, 1920), un géotropisme positif (WORSDELL, 1910), et qui réagit comme une racine vis-à-vis des phytohormones (SEIDL, 1941).

Du point de vue anatomique, également, il possède à la fois des caractères radiculaires et caulinaires. Parmi ces derniers il faut citer la présence de xylème centrifuge chez Selaginella Kraussiana (NAGELI et LEITGEB, 1868 ; DANGEARD, 1889), ainsi que chez Selaginella poulteri et delicatissima (SCHOUTE, 1938). Mais l'absence de lacune endodermique (UPHOF, 1920), et le fait que les espèces possédant des tiges polystéliques ont toujours un rhizophore monostélique (SMITH, 1938), le différencient des tiges des Sélaginelles. De plus, chez la plupart des espèces, le

xylème est disposé de la même manière dans le rhizophore et dans les racines qu'il porte : les rhizophores ont comme les racines du même genre une structure anatomique monarche (VAN TIEGHEM, 1871 ; HARVEY-GIBSON, 1902 ; DUTHIE, 1922 ; SCHOUTE, 1938).

En présence de tels caractères, certains auteurs comme GOEBEL (1905) et WILLIAMS (1931) pensent que le rhizophore des Sélaginelles est un organe "sui generis". Enfin EMBERGER (1960, p. 124) considère les rhizophores comme des "axes arrêtés dans leur évolution vers l'état de racines".

A cause de cette originalité, le rhizophore des Sélaginelles nous a paru particulièrement digne d'intérêt.

Selon quels processus s'effectue sa croissance ? Quels sont ses rapports avec les autres parties de la plante ?

Nos résultats, qui mettent en évidence les particularités de la croissance et du développement du rhizophore, pourront être précieux pour les futurs travaux d'un spécialiste en morphologie comparée.

Nos recherches originales sont résumées dans ce recueil qui comprend 2 parties.

Dans la première partie nous analyserons le mode de croissance du rhizophore de Selaginella Kraussiana A. Br. et les variations qu'il subit au cours de son développement.

Dans une première note :

- 1- Sur la croissance sous-apicale du rhizophore de Selaginella Kraussiana A. Br. Naturalia Monspeliensia, sér. Bot., 17, 103-110, 1966.

est mis en évidence, au cours de la croissance du rhizophore, un épuisement de la zone méristématique sous-apicale, accompagné d'un étalement de la zone d'allongement cellulaire.

Dans une seconde publication :

- 2- Modifications des processus de croissance
au cours du développement du rhizophore
de Selaginella Kraussiana A. Br.

ces recherches sont approfondies et étendues aux rhizophores très jeunes. De plus, l'analyse des familles cellulaires permet de reconstituer l'orientation des dernières divisions cellulaires pendant l'accroissement en longueur et en largeur du rhizophore et de donner ainsi un aperçu de l'"histoire" de l'épiderme. Cette méthode est, dans cette application, originale.

Dans la seconde partie, nous analyserons les rapports entre le rhizophore et quelques organes de la plante.

a- Les relations topographiques entre le rhizophore, le rameau et les feuilles, ont fait l'objet d'une communication intitulée :

- 3- Variabilité morphologique chez Selaginella Kraussiana A. Br. Bull. Soc. Bot. Fr., Mém. 1968.

La discussion d'une multitude de cas tératologiques décrits a permis d'établir une hiérarchisation directionnelle pour les différentes combinaisons de la présence ou de l'absence d'un rhizophore, d'un rameau et d'une feuille angulaire.

b- Le mécanisme des corrélations entre le rhizophore et les parties de la plante (rameaux, racines, autres rhizophores)

insérées sur la tige à un niveau plus basal que lui sera ensuite traité dans trois publications incluses dans le présent recueil. Celles-ci se basent sur des travaux expérimentaux. Les effets du bouturage, de l'enracinement, et de l'ablation de certains rameaux et rhizophores sont décrits en détail.

- 4- Sur les corrélations morphogénétiques chez les Sélaginelles. Flora, 157 B, 101-111, 1967.
- 5- Sur les corrélations chez les Sélaginelles. II. Les cellules pendant la croissance du rhizophore.
- 6- Sur les corrélations chez les Sélaginelles. III. Mise en évidence d'un phénomène sectoriel.

Ces corrélations ont été étudiées aux 2 niveaux d'organisation, morphologique et histologique. Pour les recherches histologiques a été utilisée une nouvelle technique d'une extrême finesse permettant d'obtenir rapidement une vue d'ensemble de la configuration cellulaire des rhizophores :

- 7- Une technique pour recherches histogénétiques et biométriques. Naturalia Monspeliensia. sér. Bot., 17, 15-19, 1966.

METHODES [⌘]

- ⌘ La description détaillée des conditions de culture, ainsi que des méthodes statistiques d'exploitation des mesures, figurent au début de chaque article.

UNE TECHNIQUE POUR RECHERCHES HISTOGÉNÉTIQUES ET BIOMÉTRIQUES*

par A. BERGER, M^{me} B. FOULETIER et H. B. LÜCK

1. Au cours des recherches fines d'histogénèse, il est souvent nécessaire d'avoir une vue d'ensemble de l'agencement des cellules épidermiques, soit d'épiderme foliaire, soit d'entre-nœud, ou même des méristèmes apicaux. Pour faciliter ces investigations, nous proposons une méthode de prise d'empreintes de la surface externe des cellules épidermiques, semblable à celles utilisées par les paléontologistes et les archéologues.

La méthode est basée sur la solubilité du rhodoïd dans l'acétone. Le rhodoïd est un acétate de cellulose utilisé dans le commerce comme protection des livres de luxe.

Outre sa rapidité — quelques minutes suffisent pour réaliser un moulage — cette méthode est particulièrement intéressante par la fidélité et la finesse des empreintes obtenues. De plus, la rigidité du rhodoïd, qui s'oppose aux déformations, permet d'appliquer cette méthode à de grandes surfaces.

Ces diverses qualités font que le procédé décrit se prête aux recherches histogénétiques et biométriques.

2. MODES OPÉRATOIRES :

A. — *Moulage de l'épiderme foliaire* : la feuille à mouler, étalée sur un support lisse et horizontal, est mouillée par une goutte d'acétone et recouverte par un morceau de rhodoïd, de 0,2 à 0,4 mm d'épaisseur. L'acétone en excès est enlevé avec un papier filtre; une légère pression exercée sur celui-ci assure pendant 1 ou 2 minutes le contact entre l'épiderme foliaire et le rhodoïd. Au bout de 5 minutes le moulage est solidifié et la feuille peut être retirée.

B. — Pour le *moulage de l'épiderme des entre-nœuds*, ceux-ci sont préalablement incisés selon leur axe longitudinal, et les tissus internes sont enlevés avec un scalpel. L'épiderme restant est étalé et la façon de procéder est la même que celle précédemment décrite. Il est ainsi possible d'obtenir le moulage de l'épiderme entier d'un entre-nœud.

C. — Pour le moulage des *méristèmes apicaux*, opération plus délicate, la technique est légèrement différente. Elle est schématisée dans les figures 1a et 1b. On dépose une goutte d'acétone sur la plaque de rhodoïd.



a



b

Fig. 1. — *Prise d'empreintes des objets délicats.* (rs: rhodoïd solide; rp: rhodoïd pâteux; o: objet; m: moulage.)
Fig. 1a: Prise d'empreinte;
fig. 1b: moulage résultant.

Lorsqu'au bout de quelques secondes, le rhodoïd a pris une consistance pâteuse, on y enfonce l'objet en l'appuyant très légèrement (Fig. 1a). Il faut éviter l'excès d'acétone pour que l'objet qui y sera déposé ne s'enfonce pas complètement et ne soit pas complètement enrobé, ce qui empêcherait de le retirer après solidification complète. La figure 1b montre l'aspect du moulage par la méthode préconisée.

D. — Afin de ne pas perdre l'orientation du moulage, le morceau de rhodoïd utilisé est coupé selon la forme des cartes perforées. Le coin coupé sert de repère.

3. QUELQUES RÉSULTATS :

Empreintes d'apex du rhizophore de Selaginella Kraussiana A. Br. :

Le moulage fait apparaître, sur les 400 μ de la partie reproduite de la photographie 2a du rhizophore, une zone apicale à grandes cellules épidermiques collenchymateuses (zc); le sommet du rhizophore étant bombé, cette partie de la photographie est ici floue. En-dessous, il y a une zone (zm) à activité mitotique prononcée et cellules extrêmement petites; les cellules de cette zone étant très turgescentes, les empreintes y sont très nettes. Ceci est surtout visible sur les flancs de la photographie (fl), où une vue plus ou moins latérale permet d'apercevoir le relief de la surface du rhizophore. — La photographie 2b reproduit la zone éloignée de 0,5 à 1 mm de l'apex d'un rhizophore de 2,5 mm de longueur, montrant le passage brusque de la zone à petites cellules (zm) à une zone sous-jacente, à elongation cellulaire prédominante (ze). Cette photographie met en évidence une *discontinuité* de la croissance au niveau cellulaire. Cette discontinuité a déjà été postulée, lors des réflexions théoriques et des observations faites sur l'histogénèse des entre-nœuds de *Tradescantia fluminensis* VELL. (1); nous retrouvons, chez le rhizophore de *Selaginella Kraussiana* A. Br., le changement brusque de la taille cellulaire aux limites des zones mentionnées.

Empreinte d'un épiderme de Tradescantia fluminensis VELL. :

Dans la figure 3 est reproduit le moulage d'un appareil stomatique d'un entre-nœud de *Tradescantia fluminensis* VELL., réalisé selon la technique décrite. Les crêtes cuticulaires (cc) qui délimitent l'ostiole (o) apparaissent sous forme de lignes blanches. Les plissements de la cuticule sont,

(1) H. B. Lück, Sur l'histogénèse et la différenciation cellulaire. *Ann. Sci. nat., 12^e série, Bot., 3* : 1-23; 1962.

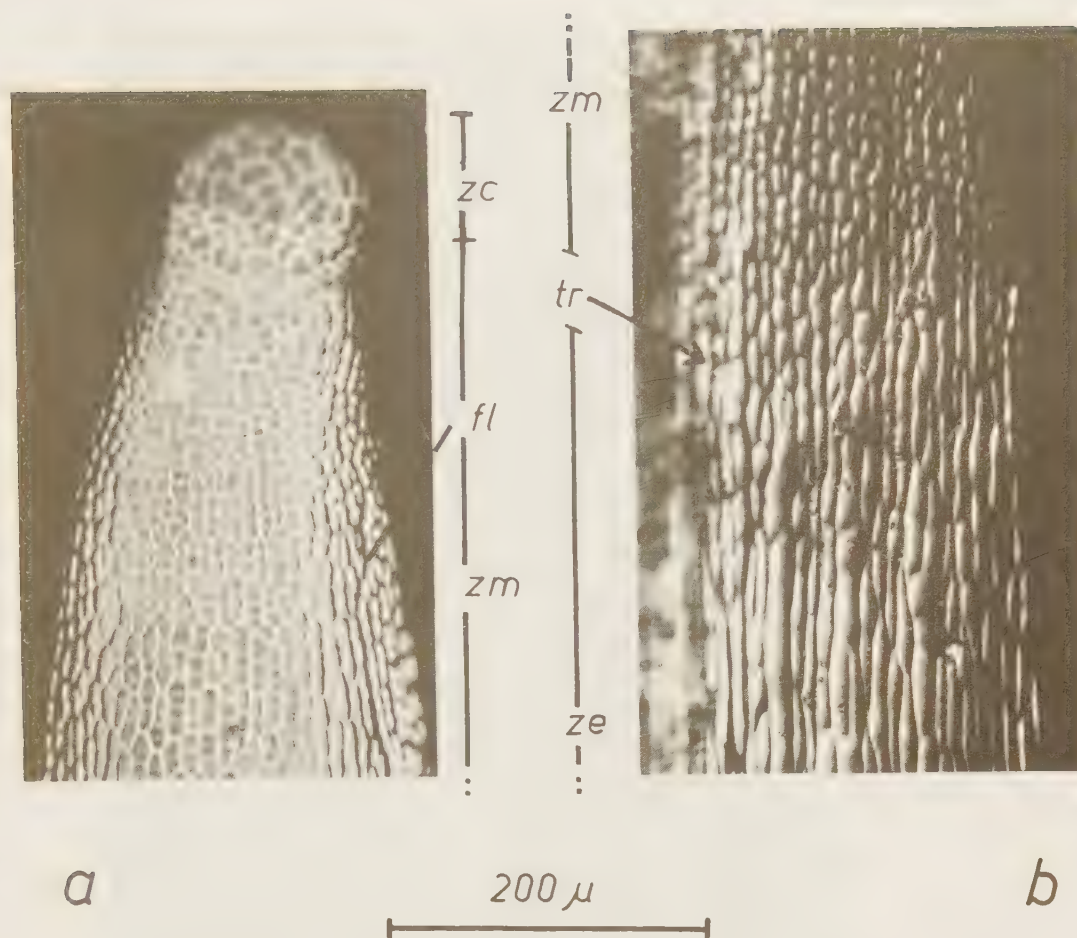
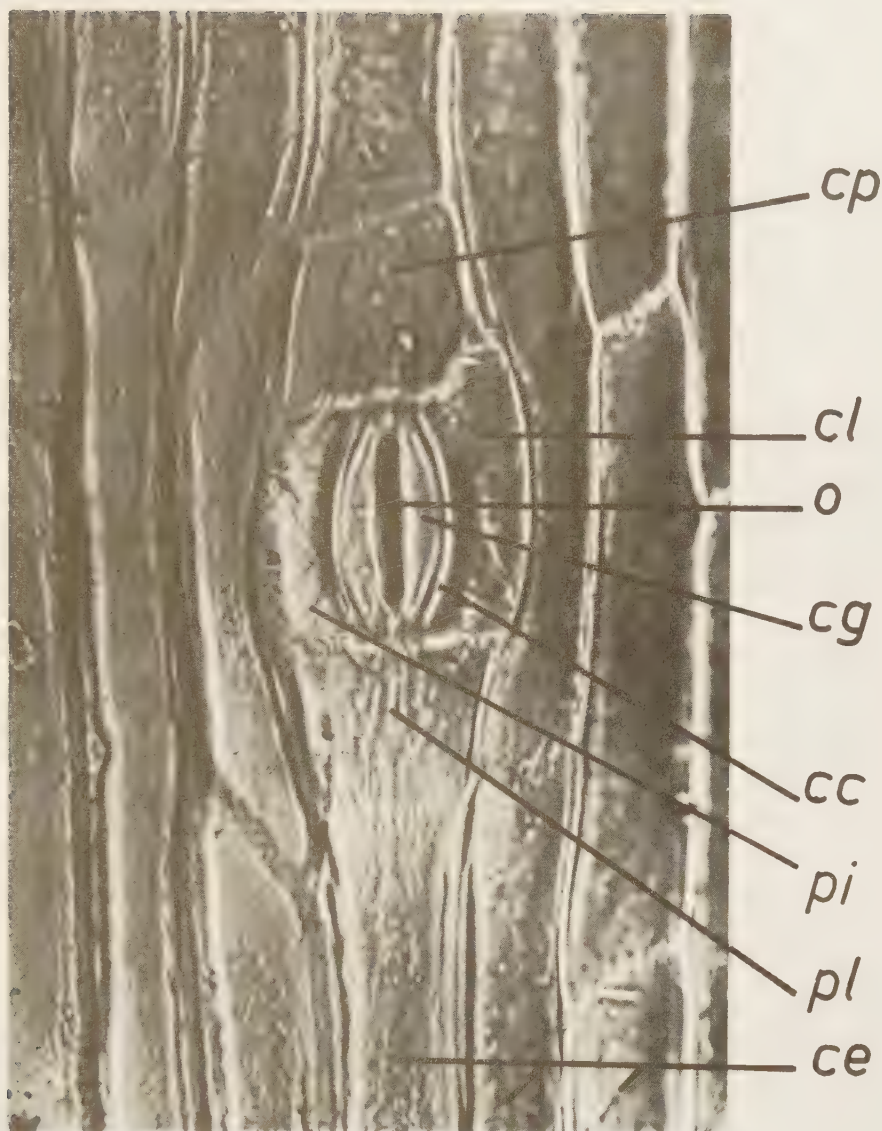


Fig. 2. — Empreintes de la partie apicale d'un rhizophore de *Selaginella Kraussiana* A. Br. Fig. 2a : L'apex d'un rhizophore. (zc : zone à cellules collenchymateuses; zm : zone de divisions cellulaires; fl : flancs du moulage; les cellules apparaissent en relief.) Fig. 2b : Empreinte de la partie sous-apicale d'un rhizophore de 2,5 mm de long. (zm : zone de division cellulaire; ze : zone d'allongement cellulaire prononcé; tr : limite entre ces deux zones.)

sur les cellules conjointes polaires (*cp*) et les cellules épidermiques banales (*ce*), longitudinaux (*pl*), et sur les cellules conjointes latérales (*cl*), irréguliers (*pi*). Ils reflètent ainsi les changements fins dans la direction de la croissance des membranes cellulosesiques pendant la différenciation de ces cellules. Ceci complète les résultats de P. MARTENS (1, 2) sur les variations des plissements cuticulaires des poils staminaux de *Tradescantia virginica* durant la croissance en longueur des cellules épidermiques.

(1) P. MARTENS, Le relief cuticulaire et la différenciation épidermique des organes floraux. *La Cellule*, **43** : 289-320; 1934.

(2) P. MARTENS, Recherches sur la cuticule. III. Structure, origine et signification du relief cuticulaire. *Protoplasma*, **20** : 483-515; 1934.



100 μ

Fig. 3. — Empreinte d'un appareil stomatique de *Tradescantia fluminensis* VELL.
(o : ostiole; cg : cellule de garde; cl : cellule conjointe latérale; cp : cellule conjointe polaire; ce : cellules épidermiques banales; cc : crête cuticulaire; pl : plissements cuticulaires longitudinaux; pi : plissements cuticulaires irréguliers).

RÉSUMÉ

Nouvelle méthode pour recherches histogénétiques et biométriques. Le rhodoïd, un acétate de cellulose, ramolli avec de l'acétone, permet de mouler les épidermes foliaires et internodaux, les méristèmes apicaux les plus délicats et d'en étudier les sculptures fines.

SUMMARY

A new method is described for the production of accurate impressions of large epidermal surfaces of leaves, internodes, and even meristematic tissues, without distortion. The surface of a sheet of cellulose acetate (0,2-0,4 mm) is softened by acetone and pressed on to the organs, while more delicate structures can be placed on the sheet. When the surface of the sheet is dry the plant structures are removed and the resulting impressions can be observed with the microscope preferably with oblique transmitted light.

A photomicrograph of an internodal stomatal apparatus of *Tradescantia fluminensis* VELL. is given (Fig. 3) as one exemple, and shows the fine structure of the cuticle (*pl*; *pi*). Even such delicate structures as the apex of the rhizophore of *Selaginella Kraussiana* A. Br. can be reproduced (Fig. 2). By means of this method the histogenetic context of epidermal cells may be analysed.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird eine neue Methode beschrieben, die es erlaubt sehr genaue Abdrücke grosser Epidermisflächen von Blättern, Internodien und selbst meristematischen Geweben herzustellen. Es werden 0,2-0,4 mm dicke Platten von Zelluloseazetat oberflächlich mit Azeton aufgeweicht und auf die abzubildenden Gewebe gepresst. Sehr zarte meristematische Objekte können auch in die weiche Oberfläche eingelegt werden. Nach dem Abtrocknen der Platten werden die Pflanzenteile entfernt, die freiwerdenden Abdrücke sind ohne weitere Behandlung der mikroskopischen Beobachtung, vor allem im Schräglicht, zugänglich.

Als Beispiel wird der Abdruck eine Spaltöffnungsapparates aus der Epidermis eines Internodiums von *Tradescantia fluminensis* VELL. abgebildet (Abb. 3). Die feinen Kutikularstrukturen (*pl*; *pi*) sind klar zu erkennen. Selbst so empfindliche Teile wie die Vegetationskegel der Wurzelträger von *Selaginella Kraussiana* A. Br. können sauber reproduziert werden (Abb. 2). Diese neue Methode erlaubt es also, die Epidermiszellen von Vegetationskegeln in ihrem histogenetischen Zusammenhang zu analysieren und zu messen.

PREMIERE PARTIE

LA CROISSANCE DU RHIZOPHORE DE SELAGINELLA KRAUSSIANA A. BR.

SUR LA CROISSANCE SOUS-APICALE DU RHIZOPHORE DE *SELAGINELLA KRAUSSIANA* A. BR.*

par M^{me} B. FOULETIER

Chez *Selaginella Kraussiana* A. Br., les rhizophores peuvent atteindre 10 cm de longueur. Ils ne se ramifient jamais. Leur diamètre est constant le long du rhizophore, sauf au niveau du renflement apical (*ra*, Fig. 1 et 2). A l'intérieur de cette partie apicale sont initiées les racines (*mr*, Fig. 1), qui ne deviennent apparentes qu'au moment où le rhizophore touche le sol.

Le but de cet article est de mettre en évidence les changements qui se produisent, au niveau cellulaire, au cours de la croissance en longueur du rhizophore. La formation des racines endogènes sera traitée plus tard.

RÉSULTATS

Dans la figure 2 est représenté le changement de la longueur moyenne des cellules épidermiques entre 200 et 1 300 μ de l'apex. Les trois courbes illustrent la situation cellulaire trouvée dans les rhizophores de différentes longueurs (2,5; 5 et 50 mm). Leurs formes varient : pour les rhizophores très courts (2,5 mm), la courbe a une pente presque nulle entre 200 et 450 μ . A partir de ce niveau, le diagramme se redresse brusquement, et, dès 650 μ , la pente atteint sa valeur maximale, qu'elle conserve jusqu'à 2 000 μ .

La courbe des rhizophores très longs (50 mm) présente déjà une légère pente dans la partie proche de l'apex, là où le diagramme des rhizophores courts est parallèle à l'abscisse. Mais la pente augmente plus lentement que pour les rhizophores courts. L'inclinaison de la courbe correspondant aux rhizophores de 5 mm de longueur a une valeur intermédiaire par rapport à la pente des deux autres diagrammes. A partir de 1 100 μ de l'apex les trois courbes sont parallèles entre elles, et les diagrammes des rhizophores de 5 et 50 mm de longueur ont tendance à se confondre.

* Extrait de *Naturalia Monspeliensia*,
Série Botanique, fascicule 17, 1966
Institut de Botanique, Montpellier.

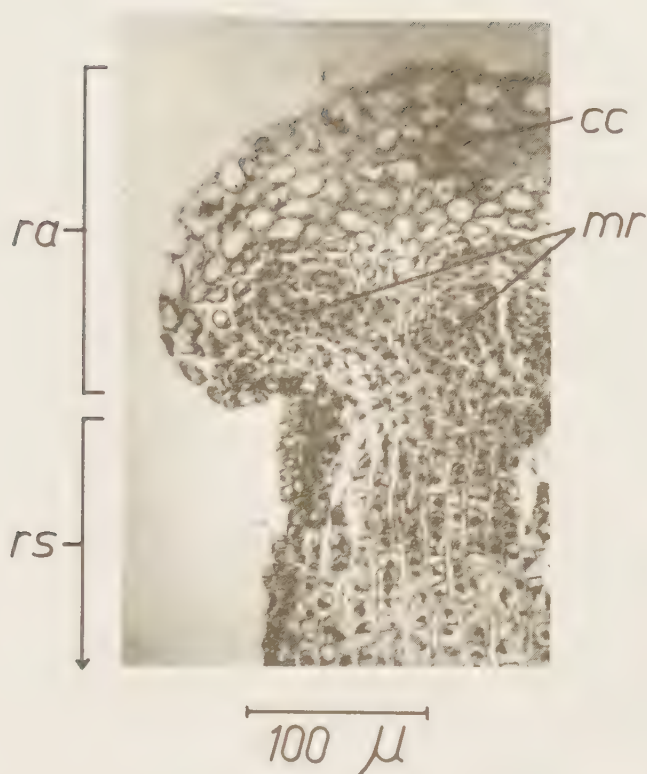


Fig. 1. — Coupe longitudinale de l'apex d'un rhizophore de *Selaginella Kraussiana* A. Br. — cc : cellules collenchymateuses; mr : méristèmes radiculaires; ra : renflement apical; rs : région sous-apicale.

Pour faciliter l'analyse statistique de ces variations, chaque courbe a été coupée en trois segments : le premier s'étend entre 200 et 450 μ de l'apex, le second entre 450 et 1 100 μ et le troisième, plus basal, entre 1 100 et 2 000 μ . Dans chacun de ces segments les mesures peuvent être ajustées à des fonctions linéaires (test de linéarité positif; $P < 0,05$). Ceci permet de comparer, pour les rhizophores de différentes longueurs, les longueurs cellulaires et leur variation, exprimée comme coefficient de régression linéaire. Ces coefficients ont été calculés pour les segments correspondants et comparés à l'aide d'une analyse de variance.

Les résultats de ces comparaisons figurent dans les tableaux I et II. Dans le tableau I sont données les longueurs moyennes des cellules épidermiques des différents segments. Les moyennes qui ne sont pas statistiquement différentes ont été groupées (DUNCAN-test établi pour $P = 0,05$; WEBER, 1964).

TABLEAU I
Longueur moyenne (en μ) des cellules épidermiques
situées entre 200 et 2 000 μ de l'apex

Longueur du rhizophore (en mm)	Distance de l'apex (en μ)		
	200 à 450	450 à 1 100	1 100 à 2 000
$2,5 \pm 0,5$	9,4	30,2	92
5 ± 1		24,9	79,3
50 ± 10	10,4		

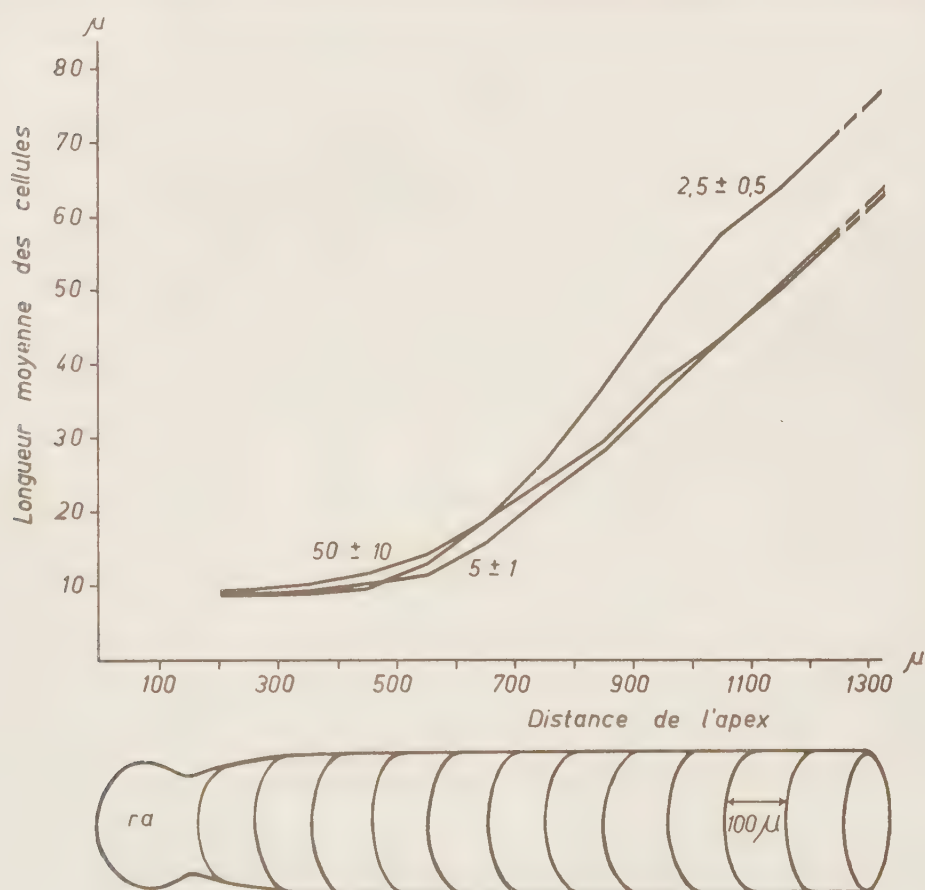


Fig. 2. — Longueur moyenne des cellules en fonction de leur position par rapport à l'apex du rhizophore — *ra* : renflement apical du porte-racines.

— Chaque courbe représente les moyennes arithmétiques des données provenant de 10 rhizophores. Ces porte-racines ont été choisis de telle sorte que leur longueur totale soit : $2,5 \pm 0,5$ mm, 5 ± 1 mm et 50 ± 10 mm. Pour chaque porte-racine 20 cellules ont été mesurées au niveau de chaque portion de rhizophore ayant 100 μ de long.

Ce sont les rhizophores les plus courts qui ont, entre 200 et 450 μ de l'apex, les cellules les plus courtes (9 μ). Les rhizophores plus développés (à partir de 10 mm de longueur) possèdent, dans cette région, des cellules plus longues (10 μ). Dans les parties plus basales des rhizophores, la situation est inversée; ce sont les rhizophores les plus courts qui ont les cellules les plus longues (30 μ entre 450 et 1 100 μ de l'apex et 92 μ entre 1 100 et 2 000 μ). Les moyennes correspondantes, pour les rhizophores longs, sont égales à 25 et 79 μ .

Le tableau II résume les comparaisons entre les différents coefficients de régression. Ceux-ci indiquent l'augmentation de la longueur moyenne des cellules pour une distance de 100 μ le long de l'axe du rhizophore. Les coefficients qui ne sont pas statistiquement différents ($P > 0,05$) ont été groupés.

TABLEAU II

Coefficients de régression de la longueur moyenne des cellules
en fonction de la distance de l'apex (en $\mu/100 \mu$)

Longueur du rhizophore (en mm)	Distance de l'apex (en μ)		
	200 à 450	450 à 1 100	1 100 à 2 000
2,5 $\pm$ 0,5	0,4	8,3	7,8
5 $\pm$ 1		5,8	
50 $\pm$ 10	1,1		

A proximité de l'apex, entre 200 et 450 μ , c'est pour les porte-racines qui ont atteint 50 mm de longueur que la taille des cellules varie le plus le long de l'axe du rhizophore. Elle augmente de 1,1 μ par 100 μ . Pour les autres rhizophores, la longueur moyenne des cellules n'augmente que de 0,4 μ par 100 μ .

A une plus grande distance de l'apex, entre 450 et 1 100 μ , la situation est de nouveau inversée. C'est pour les rhizophores les plus courts, que la longueur moyenne des cellules augmente le plus (8 $\mu/100 \mu$). Pour les autres rhizophores, elle n'augmente que de 6 μ par 100 μ . La figure 3 illustre le comportement différent de deux rhizophores de 2,5 (Fig. 3 A) et 46 mm (Fig. 3 B) de longueur. A 450 μ de l'apex, la longueur moyenne des cellules du rhizophore long est supérieure de 1 μ par rapport à celle du rhizophore court. Par contre, à 1 100 μ de l'apex, la différence entre la longueur des cellules de ces deux porte-racines est de 17 μ .

Entre 1100 et 2000 μ de l'apex, l'augmentation de la longueur moyenne des cellules est la même, quelle que soit la longueur des rhizophores; elle est égale à 8 $\mu/100 \mu$.

La forme différente des trois courbes de la figure 2 peut s'expliquer par la modification des processus de croissance, à mesure que le rhizophore devient plus âgé.



Fig. 3. — Cellules épidermiques de 2 porte-racines d'âge différent. — A : rhizophore de 2,5 mm de longueur. B : rhizophore de 46 mm de longueur.

Pour les rhizophores très jeunes (entre 2 et 3 mm), la longueur moyenne des cellules reste à peu près constante sur une longue distance, de 200 jusqu'à 450 μ de l'apex (zm, Fig. 4); il s'agit d'une région caractérisée par de nombreuses divisions cellulaires. Mais, à partir de 450 μ , la longueur cellulaire moyenne augmente fortement (8 $\mu/100 \mu$).

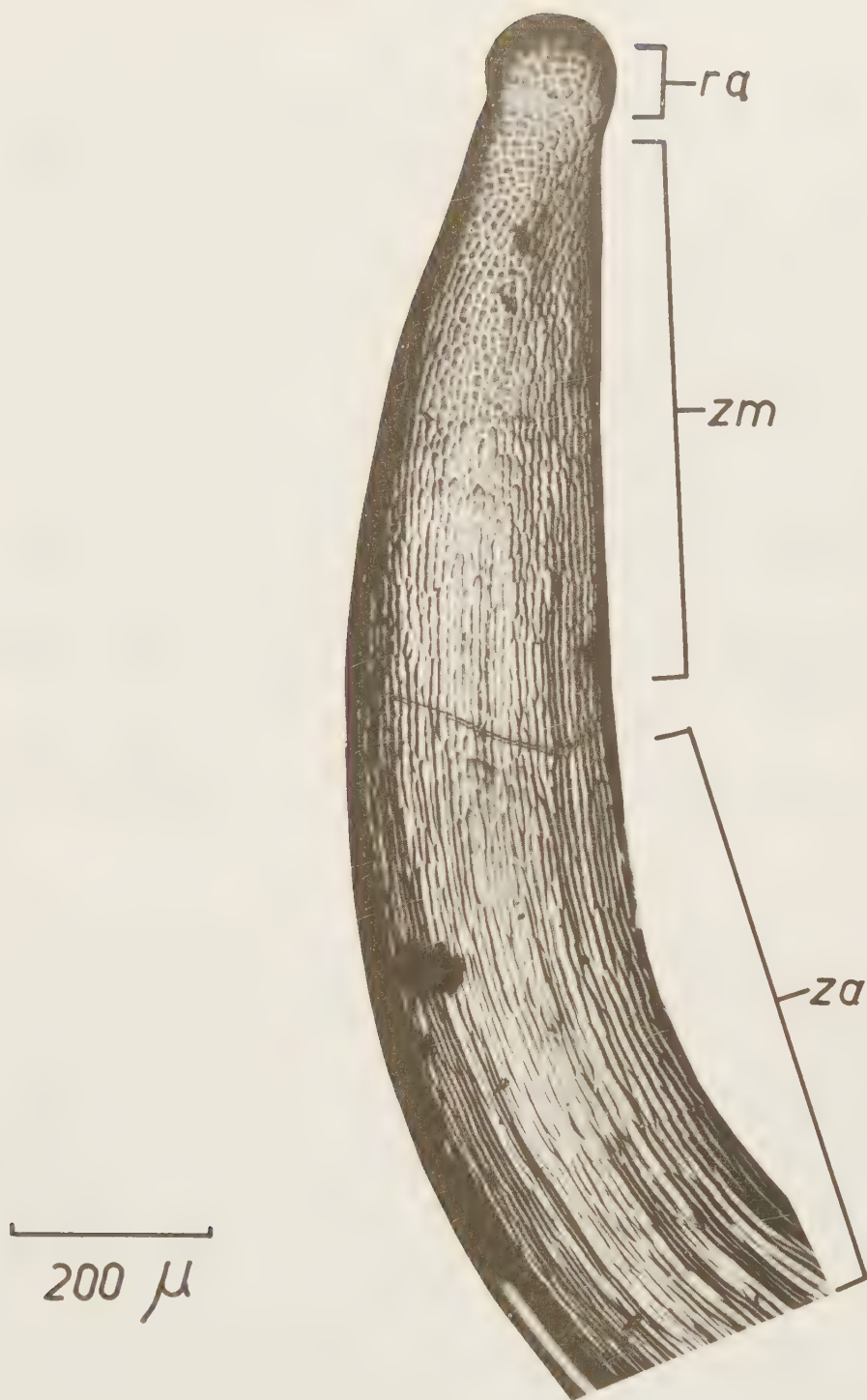


Fig. 4. — Moulage de la surface épidermique d'un rhizophore de 2 mm de longueur. — *ra* : renflement apical; *zm* : zone méristématique sous-apicale; *za* : zone d'allongement cellulaire. (Moulage de la surface épidermique selon la technique de BERGER, FOULETIER et LÜCK, 1966).

En ce qui concerne les rhizophores les plus âgés (50 mm de longueur), l'allongement de leurs cellules se manifeste plus près de l'apex, mais, entre 450 et 1 100 μ , la longueur des cellules augmente d'une manière plus progressive que pour les rhizophores jeunes.

A partir de 1 100 μ , les cellules de tous les rhizophores s'allongent de la même manière, à mesure qu'elles sont repoussées loin de l'apex par la croissance des cellules plus apicales qu'elles. Elles doivent franchir un espace de 100 μ , le long de l'axe du rhizophore, pour que leur longueur augmente de 8 μ . Dans cette région, à une distance donnée de l'apex, les rhizophores les plus courts ont les cellules les plus longues. A 1 750 μ de l'apex, par exemple, les cellules des porte-racines de plus de 5 mm de longueur ont 100 μ de long, tandis que celles des rhizophores plus jeunes ont 115 μ . Ce fait est dû au comportement différent des cellules au sein des parties plus apicales du porte-racines.

Nous pouvons alors conclure que la longueur moyenne des cellules, à une distance donnée de l'apex, varie suivant l'âge du rhizophore. Ces variations sont le résultat de deux tendances qui se manifestent lors de la croissance du porte-racines :

1 - diminution de la zone méristématique sous-apicale à petites cellules (*zm*, fig. 4), au bénéfice de la zone d'allongement cellulaire (*za*, fig. 4) qui se rapproche de l'apex et

2 - étalement, dans les sens acropète et basipète, de la zone d'allongement cellulaire.

Ces résultats permettent d'émettre l'hypothèse d'un épuisement de la zone méristématique sous-apicale à mesure que le rhizophore s'allonge.

DISCUSSION

Les changements dans les relations entre division et allongement cellulaire, qui se manifestent pendant la croissance des organes végétaux, ont souvent attiré l'attention des chercheurs. GOODWIN et STEPKA (1945) ont déterminé, pour une file cellulaire de la racine de *Phleum pratense*, la fréquence des divisions cellulaires perpendiculaires à l'axe longitudinal, à différentes distances de l'apex. Leurs résultats dépendent de l'hypothèse selon laquelle le type de développement et, par conséquent, la taille cellulaire moyenne, restent constants aux différents niveaux de la racine. ERICKSON et GODDARD (1951) et ERICKSON et SAX (1956) émettent la même hypothèse dans leur étude sur la croissance des racines de *Zea mays*. En ce qui concerne les racines, cette hypothèse est permise. Toute la série de ces travaux s'applique à la partie linéaire de la grande période de croissance de SACHS, la première phase de la croissance des racines étant déjà établie dans la graine.

Par contre, les rhizophores sont des organes exogènes, dont on peut suivre la croissance dès le début. Une étude cinétique, semblable à celle des auteurs cités, est envisagée. Mais, auparavant, il était indispensable de savoir, si le type de développement du porte-racines est constant; il ne l'est pas, et on assiste, pendant l'allongement du rhizophore, à un phénomène de maturation, qui s'exprime par une diminution progressive de la zone méristématique.

Il est fort intéressant de constater que la transition éventuelle d'un rhizophore en tige feuillée, n'est possible, d'après BRUCHMANN (1905), que pour les rhizophores dont la taille ne dépasse pas 5 mm, ou, à la rigueur, 10 mm. D'après notre résultat, les rhizophores de cette longueur possèdent encore une zone méristématique très étendue, ce qui peut permettre la néoformation des apex en tige feuillée. Plus tard il n'en sera pas ainsi, puisque la zone d'allongement cellulaire se sera rapprochée de l'apex.

RÉFÉRENCES

- BERGER A., FOULETIER B. et LÜCK H.B., 1966. — Une technique pour recherches histogénétiques et biométriques. — *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 17 : 3-7 (présent fascicule).
- BRUCHMANN H., 1905. — Von den Wurzelträgern der *Selaginella Kraussiana* A. Br. — *Flora*, 95 : 150-166.
- ERICKSON R.O., et GODDARD D.R., 1951. — An analysis of root growth in cellular and biochemical terms. — *Growth*, 15 : 89-116.
- ERICKSON R.O. et SAX K.B., 1956. — Rates of cell division and cell elongation in the growth of the primary root of *Zea mays*. — *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 100 : 499-514.
- GOODWIN R.H. et STEPKA W., 1945. — Growth and differentiation in the root tip of *Phleum pratense*. — *Amer. J. Bot.*, 32 : 36-46.
- WEBER E., 1964. — Grundriss der biologischen Statistik. — 5^e édition. Fischer, Jéna.

RÉSUMÉ

Les variations de la longueur moyenne des cellules épidermiques de rhizophores de *Selaginella Kraussiana* A. Br. ont été mesurées, entre 200 et 2 000 μ de l'apex. Les analyses statistiques montrent que, pendant la croissance en longueur du rhizophore, la zone méristématique sous-apicale s'épuise. Ceci est accompagné d'un étalement, dans les sens acropète et basipète, de la zone d'allongement cellulaire.

ZUSAMMENFASSUNG

Es werden die Grössenveränderungen der Epidermiszellen von Rhizophoren von *Selaginella Kraussiana* A. Br. während ihres Wachstums untersucht. Die statistische Analyse der Messwerte zeigt, dass sich während des Wurzelträgerwachstums das subapikale Meristem erschöpft; seine Ausdehnung verringert sich. Gleichzeitig dehnt sich mit zunehmendem Alter der Rhizophoren die Zellstreckungszone in acropetaler und basipetaler Richtung aus.

SUMMARY

The epidermal cells of rhizophores of *Selaginella Kraussiana* A. Br. were mesured at different stages during their growth. The results of the statistical analyses of these data emphasise the reduction of extension of the sub-apical meristem of the rhizophore during its elongation. These processes are accompanied by acropetal and basipetal extension of the zone of cellular elongation.

MODIFICATION DES PROCESSUS DE CROISSANCE
 AU COURS DU DEVELOPPEMENT DU RHIZOPHORE DE
SELAGINELLA KRAUSSIANA A. BR. *

Par Bernadette FOULETIER

INTRODUCTION

Les résultats exposés dans cette note constituent la première partie d'un programme de recherches, destinées à élucider l'action exercée par les parties basales de la plante, sur la morphogénèse et l'histogénèse du "rhizophore" de Selaginella Kraussiana A. Br. Les effets de cette influence sur la vitesse de croissance du rhizophore ont déjà été mis en évidence (FOULETIER et LÜCK, 1967). Avant d'étudier également leur manifestation à l'échelon cellulaire, il était nécessaire de connaître avec précision l'histogénèse du rhizophore.

NAGELI et LEITGEB (1868) et BRUCHMANN (1905)** ont analysé les premiers stades du développement du rhizophore de Selaginella Kraussiana ; selon ces auteurs, la croissance résulte

* Cet article recouvre en partie les résultats de notre thèse de doctorat d'état ès Sciences Naturelles, qui sera soutenue à la Faculté des Sciences de Montpellier, en 1969. Son numéro d'enregistrement au Centre National de la Recherche Scientifique est A. O. 2836.

** Pour la partie historique de cette note nous nous sommes référée à l'ouvrage, en préparation, de J. LÜCK. Nous exprimons à son auteur nos plus vifs remerciements.

d'abord du fonctionnement de 2 cellules apicales successives dont l'activité cesse rapidement, tandis que se forment plusieurs initiales de racines endogènes. Plus récemment, WEBSTER et STEEVES (1964) décrivent également une cellule apicale, mais donnent une interprétation différente de la formation des initiales : selon eux le "rhizophore" serait une simple racine, et les premières ramifications de celle-ci correspondraient à ce que BRUCHMANN considère comme la formation des racines endogènes. Les tissus situés en arrière des méristèmes radiculaires ainsi formés croissent, amenant l'apex du rhizophore en contact avec le sol. (NÄGELI et LEITNER, 1868 et BRUCHMANN, 1905). Plus récemment WEBSTER et STEEVES (1964, p. 1672) soulignent la nécessité d'une analyse précise de l'élongation du rhizophore.

Nous avons donc étudié du point de vue cellulaire des rhizophores plus ou moins longs (plus ou moins âgés). La comparaison des résultats donne une vue d'ensemble de toute l'histogénèse du rhizophore. Des résultats d'ordre cinétique sont ainsi obtenus à partir d'un matériel statique. Dès 1966 (FOULETIER, 1966) certaines modifications concernant les zones de division et d'allongement cellulaires, étaient mises en évidence, pour les rhizophores ayant entre 2,5 et 50 mm de longueur. Dans la présente note, ces recherches sont approfondies et étendues aux rhizophores plus jeunes.

De plus, il a été démontré (FOULETIER, 1966) que l'étendue de la "zone méristématique" diminue au bénéfice de la "zone d'allongement cellulaire". Il reste à savoir si, lors de la croissance des rhizophores longs, il se produit encore des divisions cellulaires, ou si l'élongation de ceux-ci résulte uniquement de l'allongement cellulaire ?

Dans la deuxième partie seront analysées, à l'aide d'une méthode originale - utilisant l'orientation des parois cellulaires comme indice de la préhistoire des cellules actuellement observées - les relations entre l'accroissement en longueur et en largeur du rhizophore.

Dans une troisième partie, enfin, le caractère périodique de la croissance du rhizophore est mis en évidence.

METHODES

Prise d'empreinte du relief épidermique

La surface épidermique de 98 rhizophores provenant du gazon d'une serre a été moulée dans du rhodoid, selon une technique mise au point dans notre laboratoire (BERGER, FOULETIER et LUCK, 1966). L'intérêt de cette méthode est sa rapidité - quelques minutes suffisent pour prendre l'empreinte d'un rhizophore sur toute sa longueur - et son extrême précision.

Mesures

La longueur des rhizophores moulés varie entre 0,1 et 60,0 mm. Les cellules sont mesurées sur une projection microscopique des moulages. La longueur moyenne des cellules épidermiques, pour chaque portion de 100 μ , a été estimée pour chaque rhizophore. Ceci a été effectué de la manière suivante :

zone à petites cellules - le nombre de cellules comprises dans 10 files de 100 μ de longueur a été compté ;

zone à grandes cellules - 20 cellules ont été mesurées.

L'échantillonnage est réparti sur toute la largeur du moulage.

Pour tous les rhizophores ayant une longueur inférieure ou égale à 6 mm, la dimension des cellules a été évaluée sur toute la longueur du rhizophore. Pour les porte-racines ayant 8 à 12 mm les mesures ont été effectuées entre l'apex et 5 mm de celui-ci d'une part et, d'autre part, entre la base et 2,5 mm de la base.

Enfin, pour les 10 rhizophores ayant de 40 à 60 mm de longueur, la longueur des cellules a été déterminée entre l'apex et 5 mm, entre la base et 2,5 mm de la base et, enfin, le long d'une portion de 1 mm de longueur prélevée dans le moulage de la partie médiane du rhizophore. L'ensemble des données est basé sur 60 000 cellules environ.

Traitement des données

Les données sont analysées selon les méthodes statistiques. Les comparaisons entre rhizophores plus ou moins longs (plus ou moins âgés) sont effectuées en comparant, entre elles, des portions de rhizophore situées à une même distance de l'apex.

Deux critères ont été considérés :

- la longueur moyenne des cellules et
- les variations de celle-ci en fonction de la distance à l'apex. Ces dernières ont été exprimées sous forme de coefficients de régression linéaire, qui indiquent l'augmentation (ou la diminution) de la taille moyenne des cellules, le long d'une portion de rhizophore de 100 μ .

Les données concernant plusieurs rhizophores de longueur voisine ont été groupées.

RESULTATS

I - L'ACCROISSEMENT EN LONGUEUR DU RHIZOPHORE

Dès que l'on aborde les problèmes concernant la croissance on est amené à analyser les rôles respectifs joués par la

division et l'allongement cellulaires. Dans ce but le plan de recherche suivant a été adopté :

- détermination de la longueur moyenne des cellules, à tous les niveaux du rhizophore et pendant toutes les phases de sa croissance
- d'après ces premières données, évaluation du nombre de cellules comprises dans une file allant d'un bout à l'autre du rhizophore
- estimation de l'activité mitotique, basée sur l'augmentation de ce nombre à mesure que le rhizophore s'allonge.

1 - Longueur moyenne des cellules épidermiques (tabl. 1 et 2)

L'analyse des données met en évidence une continuelle variation des limites entre les parties du rhizophore où se produisent, de préférence, la division, l'allongement ou la maturation cellulaires. Ces modifications reflètent le rôle plus ou moins important joué par l'un ou l'autre de ces processus fondamentaux au cours des stades successifs du développement.

On retrouve les différentes parties déjà décrites (FOULETTER, 1966) : "renflement apical", "zone méristématique sous-apicale" et "zone d'allongement cellulaire". De plus, l'analyse histologique des rhizophores très jeunes a permis d'observer la transition entre les premiers stades du développement décrits par les anciens auteurs (croissance par segmentation d'une cellule apicale) et les phases suivantes, où la partie apicale perd son rôle prépondérant au détriment des parties plus basales. En outre, le fait d'avoir évalué la dimension des cellules sur toute la longueur du rhizophore, a permis d'obtenir des résultats nouveaux concernant la maturation cellulaire.

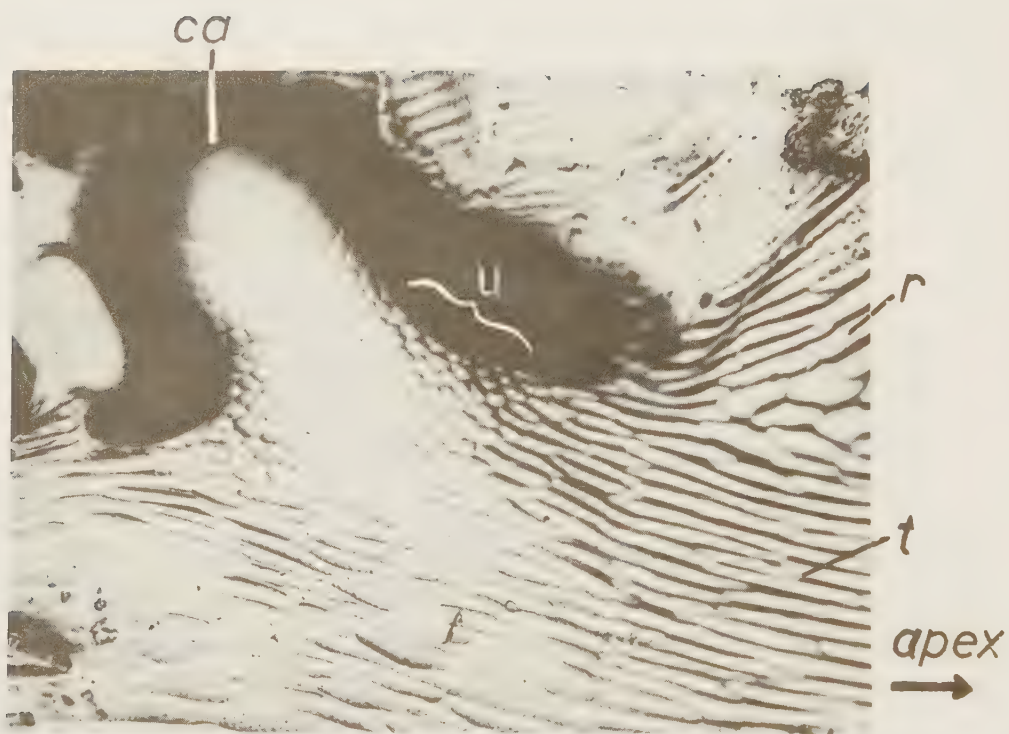


Fig. 1 : - Moulage d'un rhizophore de 225 μ de longueur, présentant une cellule apicale. [ca : cellule apicale ; r : rameau ; t : tige ; U : Umlegehöcker (Bruchmann, 1905)].

A - La partie apicale

Lors des premiers stades du développement, la croissance du rhizophore résulte du fonctionnement d'une cellule apicale et de la subdivision des segments auxquels elle a donné naissance (BRUCHMANN, 1905 ; WEBSTER et STEEVES, 1964). En effet la figure 1 prouve que la taille des cellules situées à une certaine distance de l'apex est inférieure à la dimension de la cellule apicale, et de ses descendantes immédiates. Nous pouvons donc confirmer les résultats de BRUCHMANN (1905) selon lesquels l'activité mitotique est plus élevée vers la base du rhizophore qu'au voisinage immédiat de la cellule apicale. Sur la figure 1 ressort très nettement la limite entre, d'une part les tissus émanant de l'activité de la cellule apicale et, d'autre part, les cellules d'un tissu d'origine caulinare que BRUCHMANN qualifie d "Umlegehöcher" (dans les déductions biométriques de cette publication nous considérons ce "coussinet basal" comme partie intégrante du rhizophore).

La différence de taille entre les cellules très voisines de l'apex et celles se trouvant en position plus basale (au delà de 100 μ de l'apex) persiste pendant toute la vie du rhizophore (tabl.1,2, fig. 2).

Selon BRUCHMANN l'initiale terminale disparaît habituellement dès que le rhizophore atteint une longueur voisine de 120 μ . A ce stade WEBSTER et STEEVES (1964) et CODRON (1967) observent une segmentation péricle de l'initiale terminale ; le segment externe participe à la formation de la coiffe ; le segment interne, par une subdivision ultérieure, donne naissance aux méristèmes radiculaires. D'après nos observations, au cours des premiers stades qui suivent la disparition de la cellule apicale externe, et tant que la longueur totale du rhizophore ne dépasse pas 650 μ , la dimension moyenne des cellules épidermiques, situées

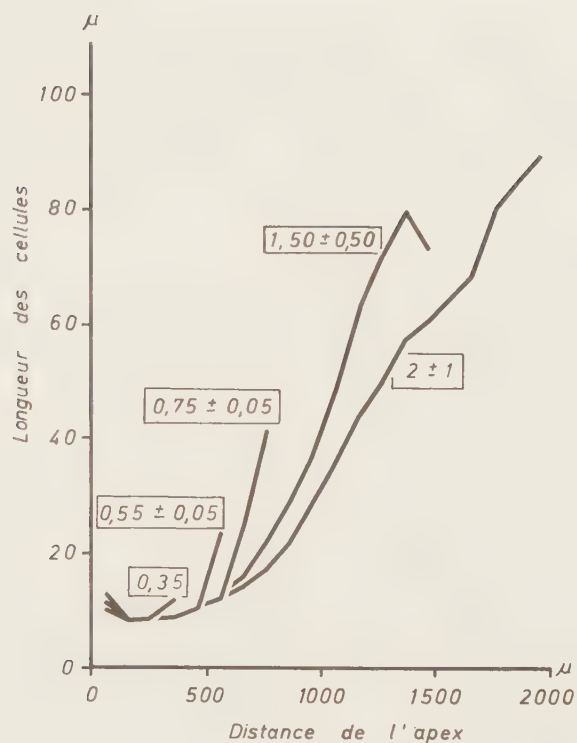


Fig. 2 : - Longueur moyenne des cellules épidermiques en fonction de leur position par rapport à l'apex du rhizophore. Les données proviennent de 63 rhizophores, répartis suivant leur longueur en 8 classes :

fig. 2 A : rhizophores mesurant $0,35 \pm 0,05$; $0,55 \pm 0,05$; $0,75 \pm 0,05$; $1,50 \pm 0,50$ et 2 ± 1 mm de longueur.

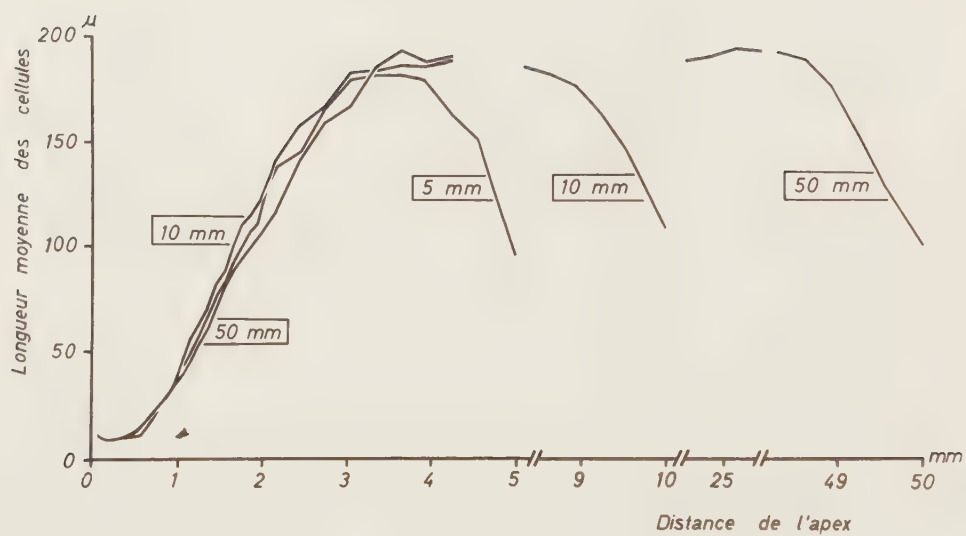


fig. 2 B : rhizophores de 5 ± 1 ; 10 ± 2 et 50 ± 10 mm de longueur.

entre l'apex et 100 μ de celui-ci, diminue régulièrement au cours de l'allongement du rhizophore (tabl. 1). On peut en conclure que des divisions cellulaires se produisent encore dans cette zone.

Chez les rhizophores plus âgés, les cellules superficielles de la partie apicale deviennent collenchymateuses et les divisions se font de plus en plus rares. Cependant, l'activité mitotique se poursuit dans les parties profondes. Le volume des méristèmes radiculaires augmente et la partie apicale du rhizophore devient renflée.

Chez les rhizophores très longs, le relief épidermique de cette partie du rhizophore s'efface ; sur les moulages les parois cellulaires apparaissent alors floues ; ce phénomène n'entraîne pas une perte d'information, car il se produit après que la croissance ait cessé dans cette région.

Conclusion : - Dès les premiers stades du développement, l'activité mitotique est plus élevée à une certaine distance de l'apex qu'au niveau de la cellule apicale et de ses descendantes immédiates. A mesure que le rhizophore se développe les divisions cellulaires cessent au niveau des couches superficielles de la région apicale qui se renfle. L'activité méristématique se poursuit alors au sein de la partie sous-apicale du rhizophore séparée de l'apex par une distance de 130 à 150 μ .

B- La "zone méristématique sous-apicale"

La dimension des cellules, et ses variations le long de cette partie du rhizophore, ont déjà été analysées (FOULETIER, 1966). Rappelons que, chez les rhizophores de 2,5 mm de longueur,

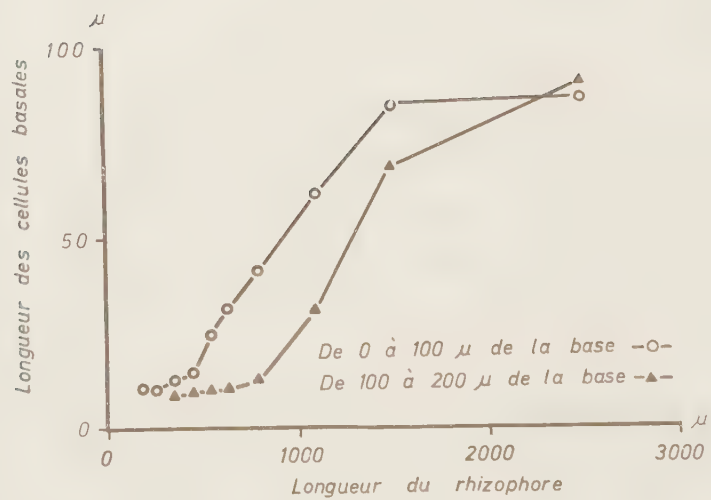


Fig. 3 : - Longueur moyenne des cellules basales en fonction de la longueur totale du rhizophore.

cette zone s'étend approximativement de 150 à 500 μ de l'apex. Elle est caractérisée, chez ces rhizophores, par des cellules de petite taille (9,4 μ en moyenne), et par le fait que les dimensions de ces cellules varient peu (0,4 μ / 100 μ) le long de l'axe (tabl. 2 et 3). Mais lorsque le rhizophore devient plus âgé, la dimension moyenne des cellules augmente dans cette zone (10,4 μ), et un gradient de taille apparaît le long de l'axe : pour des parties du rhizophore de plus en plus éloignées de l'apex la taille des cellules est de plus en plus grande (1,1 μ / 100 μ , tabl. 3).

C - La "zone d'allongement cellulaire"

Chez les rhizophores très jeunes il n'y a pas encore de "zone d'allongement cellulaire". La figure 3 montre que, tant que la longueur du rhizophore ne dépasse pas 250 μ , la dimension des cellules basales n'augmente pas. Un peu plus tard se différencie, vers la base du rhizophore, une région dont les cellules ont cessé de se diviser et où l'accroissement résulte uniquement de l'allongement des cellules.

Rappelons (FOULETIER, 1966, p. 107 et 109) que, chez les rhizophores de 2,5 mm de longueur, cette région est caractérisée par une forte variation des dimensions cellulaires, le long de l'axe du rhizophore (8,2 μ / 100 μ , tabl. 3). A mesure que celui-ci s'allonge ces variations deviennent plus progressives, par exemple 6,6 μ / 100 μ pour les rhizophores de 40 à 60 mm de longueur.

D - La "zone de maturité cellulaire"

a - A quelle distance de l'apex l'état de maturité cellulaire est-il atteint ?

Cette distance diffère suivant l'âge du rhizophore. Chez les rhizophores très jeunes (plus courts que 1500 μ), même les cellules les plus basales continuent à s'allonger (fig. 3).

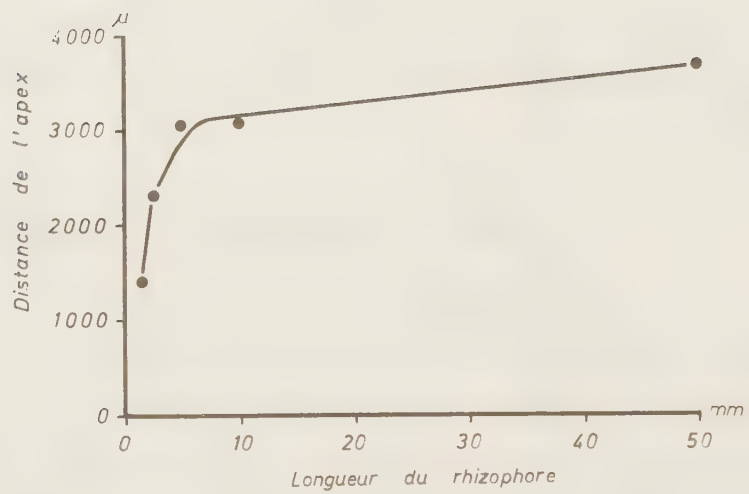


Fig. 4 : - Distance entre l'apex et la zone de maturité cellulaire en fonction de la longueur totale du rhizophore.

Lorsque la longueur du rhizophore atteint environ 1500 μ , les cellules basales, en contact avec la tige, cessent de croître (fig. 3) : ceci détermine une courte "zone de maturité cellulaire", située à 1400 μ de l'apex. Celle-ci est encore limitée à une étendue de 100 μ chez les rhizophores de 2000 μ de longueur (fig. 3). Pour les rhizophores de 5 et 10 mm, la maturité cellulaire est atteinte à 3050 μ de l'apex, et à 3650 μ pour les rhizophores de 50 mm (tabl. 3, fig. 4).

Conclusions : - Au cours de la croissance du rhizophore la maturité cellulaire est atteinte à des niveaux de plus en plus éloignés de l'apex. Tant que la longueur du rhizophore ne dépasse pas 5 mm, la distance entre l'apex et la "zone de maturité cellulaire" augmente rapidement à mesure que le rhizophore s'allonge (fig. 4) ; à partir du moment où le rhizophore atteint 5 mm de longueur, cette variation devient moins forte.

b - Longueur des cellules à maturité

La longueur moyenne des cellules n'est pas constante le long de la zone de maturité cellulaire. Les cellules les plus basales sont les plus courtes (une centaine de microns, fig. 2 B). A mesure que l'on considère des portions de rhizophore de plus en plus éloignées de sa base, la longueur moyenne des cellules augmente, pendant 1000 μ , à raison de 8,5 μ / 100 μ (tabl. 3, fig. 2 B). Le long des parties encore plus apicales de la "zone de maturité", les dimensions cellulaires moyennes ont une valeur maximale (190 μ) et constante.

c - Conclusions : - Afin de tirer des conclusions cinétiques

à partir des observations statiques, il convient de rappeler qu'aucune des cellules des rhizophores plus courts que $1500\ \mu$ n'a cessé de s'allonger. C'est seulement à partir de ce stade que la zone de maturité cellulaire apparaît et s'étale. Au fur et à mesure que le rhizophore s'allonge, les nouvelles cellules qui atteignent l'état de maturité sont plus longues. C'est seulement au moment où le rhizophore atteint la longueur d'environ 5 mm que la taille maximale moyenne des cellules ($190\ \mu$) peut être observée. A partir de ce stade, les cellules arrêtent toujours leur allongement à cette limite.

2 - Rôles respectifs de la division et de l'allongement cellulaires

La longueur moyenne des cellules épidermiques étant connue, le nombre de cellules (n) d'une file s'étendant de l'apex à la base peut être calculé, pour les rhizophores de différentes longueurs (l). Lorsque la longueur totale (l) du rhizophore augmente d'une quantité Δl , le nombre de cellules (n) d'une file s'accroît d'une valeur Δn . Le rapport $\frac{\Delta n}{\Delta l}$ (en unité / mm) exprime donc le nombre de divisions perpendiculaires à l'axe longitudinal, qui se produisent chaque fois que la longueur totale du rhizophore augmente d'un mm. La valeur de ce rapport varie en fonction de la longueur, c'est-à-dire de l'âge, du rhizophore (fig. 5). Ces variations indiquent le rôle plus ou moins important joué par les divisions cellulaires au cours des différentes phases du développement.

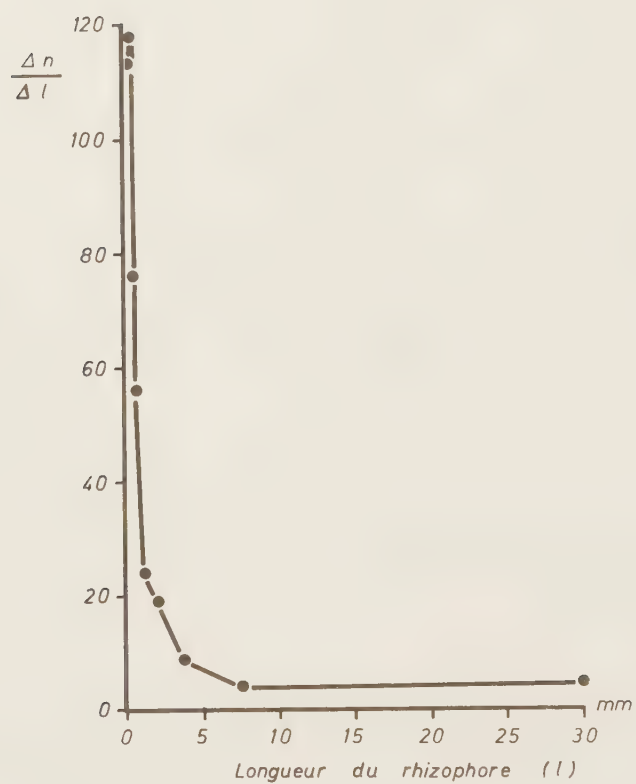


Fig. 5 : - Augmentation du nombre de cellules d'une file par mm d'accroissement du rhizophore ($\frac{\Delta n}{\Delta l}$) en fonction de la longueur totale de celui-ci (l).

Lorsque le rhizophore est très jeune (plus petit que 450μ), $\frac{\Delta n}{\Delta l}$ a une valeur très élevée, égale à 118 : pour une augmentation de la longueur totale du rhizophore égale à 1 mm, il se produit 118 divisions cellulaires le long de chaque file (soit 12 divisions cellulaires pour $\Delta l = 100 \mu$). La croissance procède uniquement par division cellulaire. L'allongement cellulaire n'intervient que pour maintenir la taille des cellules constante.

A mesure que la longueur du rhizophore augmente, la valeur du rapport $\frac{\Delta n}{\Delta l}$ diminue. Pour un accroissement de la longueur totale du rhizophore égal à un mm le nombre de cellules d'une file augmente de moins en moins ; l'allongement cellulaire prend une part de plus en plus active à la croissance du rhizophore et ceci au détriment de la fréquence des divisions cellulaires.

Enfin, pour les rhizophores ayant plus de 7 ou 8 mm de longueur, la courbe est parallèle à l'axe des abscisses et la valeur de $\frac{\Delta n}{\Delta l}$ est égale à 5. Cela signifie que la fréquence des divisions cellulaires est devenue constante et qu'il se produit, dans chaque file, 5 divisions seulement chaque fois que le rhizophore s'allonge de 1 mm.

Conclusions : - Lors des premiers stades de la croissance, la division cellulaire est seule responsable de l'accroissement en longueur du rhizophore.

A partir du moment où celui-ci atteint 450μ de longueur, l'allongement cellulaire contribue de plus en plus à son accroissement.

Lorsque la longueur du rhizophore atteint 7 ou 8 mm, s'établit un équilibre entre division et allongement cellulaires.

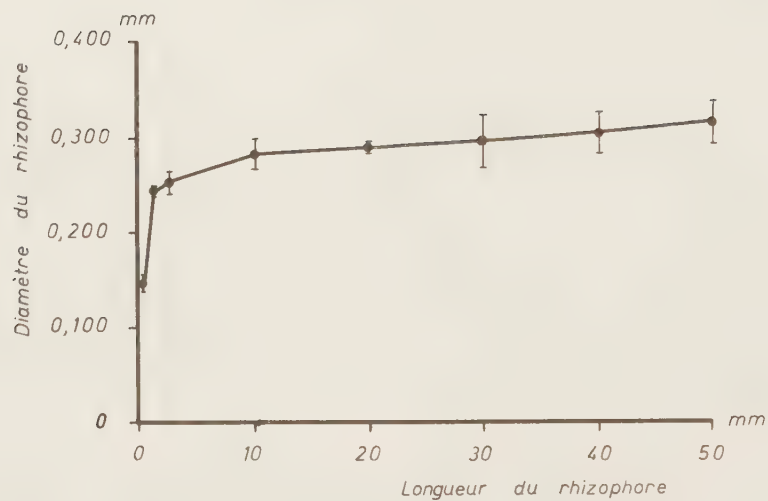


Fig. 6 : - Variations du diamètre du rhizopore en fonction de sa longueur. Les intervalles de confiance ont été calculés pour $P = 0,05$. Les données ont été prélevées sur 67 rhizophores.

II - L'ACCROISSEMENT EN LARGEUR

Après avoir déterminé le taux des divisions cellulaires responsables de l'allongement du rhizophore, il convient d'étudier sa croissance en largeur. A partir du moment où le rhizophore atteint 10 mm de longueur son diamètre augmente très peu (fig. 6) ; même un rhizophore de 50 à 60 mm n'est pas plus gros qu'un tiers de mm.

Les moulages offrent une vue d'ensemble de l'épiderme, permettant de reconstituer l'ordre chronologique de formation des parois cellulaires différemment orientées et les liens de parenté entre cellules voisines. Les cellules ayant la même ascendance forment une famille génétique, selon la terminologie de LÜCK (1962). La fréquence relative des parois contribuant à l'accroissement en largeur, c'est-à-dire coïncidant avec l'axe longitudinal du rhizophore (parois radiales), a été estimée dans des familles génétiques de 4 cellules, et ceci par rapport au nombre total de parois formées au cours de leur deux dernières divisions.

Lorsque les deux dernières parois cellulaires sont perpendiculaires entre elles (fig. 7 A, B et C) il n'est pas toujours possible de discerner laquelle s'est formée la dernière. C'est pourquoi nous avons noté l'orientation des 2 parois les plus récentes, plutôt que l'orientation de la cloison la plus récente. Pour les rhizophores de différentes longueurs (rhizophores plus ou moins âgés), ces pourcentages sont représentés fig. 8 en fonction des différents niveaux de la distance à l'apex.

Tant que le rhizophore est très jeune (plus court que 0,45 mm) 50 % des parois nouvellement formées coïncident avec l'axe longitudinal du rhizophore (parois radiales) et 50 % sont perpendiculaires à cet axe (parois transversales). Les divisions contribuent

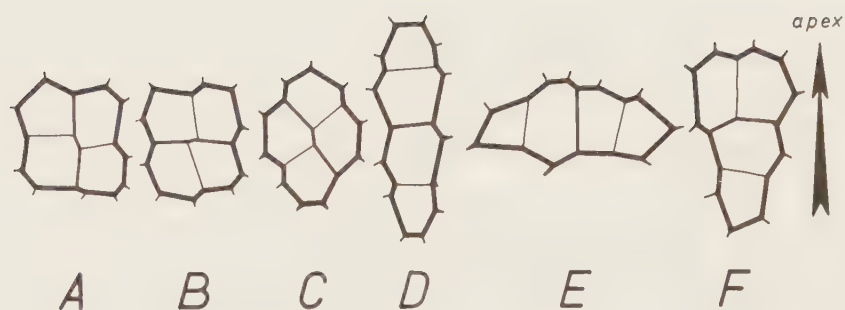


Fig. 7 : - Représentation schématique des divers types de familles cellulaires observées. Les dernières parois cellulaires formées sont :

- A, B et C : perpendiculaires entre elles ;
- D : parallèles entre elles et perpendiculaires à l'axe longitudinal du rhizophore ;
- E : parallèles entre elles et coïncidant avec l'axe longitudinal du rhizophore ;
- F : famille cellulaire "mixte".

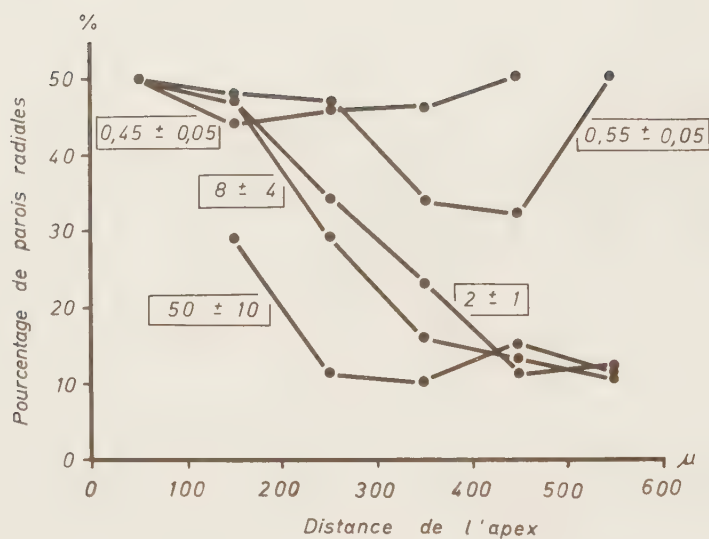


Fig. 8 : - Fréquence relative (%) de parois radiales, formées aux différents niveaux de la partie méristématique du rhizophore, en fonction de la longueur du rhizophore. Différentes courbes pour des rhizophores de différentes longueurs (indications en mm). Les mesures portent sur 40 rhizophores. Pour chaque rhizophore, l'orientation d'une trentaine de divisions a été notée le long de chaque portion ayant 100 μ de longueur.

à la fois à la croissance en largeur (par augmentation du nombre de files cellulaires) et en longueur (augmentation du nombre de cellules par file). De plus, chaque plan de division est perpendiculaire au plan de la division précédente. Les familles cellulaires ont l'aspect schématisé par la figure 7 A et B. Parfois le plan de division, est oblique par rapport à l'axe longitudinal du rhizophore ; alors le plan de la division suivante, perpendiculaire au premier, est également oblique par rapport au plan transversal (fig. 7 C).

La région d'insertion du rhizophore est la seule où la formation de deux parois radiales consécutives ait été observée (fig. 7 E , 9). La forme évasée du rhizophore dans cette zone est liée à cette orientation particulière des divisions.

A mesure que le rhizophore s'allonge l'orientation des divisions successives se modifie. Les cellules acquièrent la faculté de se diviser plusieurs fois de suite selon le plan perpendiculaire à l'axe du rhizophore. Ce mode de division, qui n'entraîne aucune augmentation du nombre de files cellulaires, ne participe donc pas à l'accroissement en largeur du rhizophore ; il aboutit à la formation de petites familles génétiques, comprenant 4 cellules disposées en file (fig. 7 D).

La transformation est progressive . Elle se manifeste d'abord par la genèse de familles cellulaires, où deux cellules-soeurs se redivisent chacune selon un plan différent : l'une dans la même direction que sa cellule-mère, l'autre dans une direction perpendiculaire (fig. 7 F).

Ces familles cellulaires apparaissent lorsque le rhizophore atteint la longueur de 0,40 à 0,50 mm ; leur fréquence est maximale dans une zone située à environ 150 μ de l'apex (fig. 8 , courbe correspondant aux rhizophores de 0,45 mm de longueur). A ce niveau se trouvera plus tard la limite entre renflement apical et zone

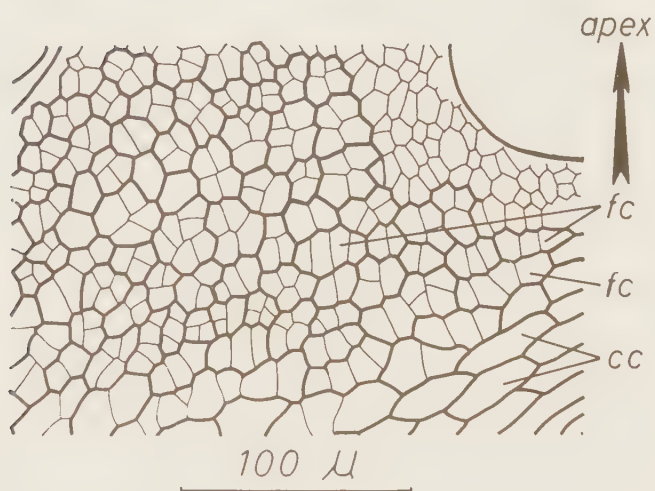
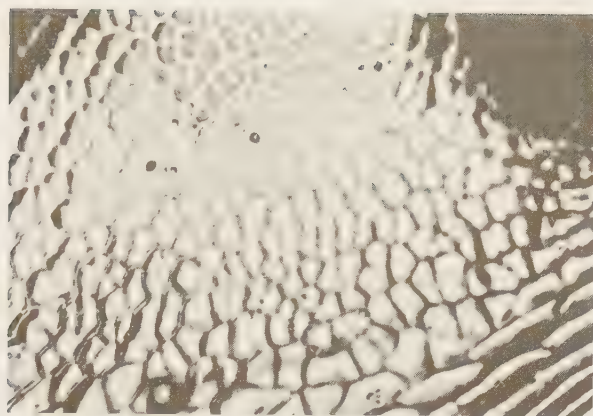


Fig. 9 : Partie basale d'un rhizophore de 460 μ de longueur.

A : Photographie.

B : Représentation schématique.

(cc : cellules caulinaires ; fc : familles cellulaires caractérisées par la formation successive de plusieurs parois radiales). La flèche indique la direction de l'axe longitudinal du rhizophore.

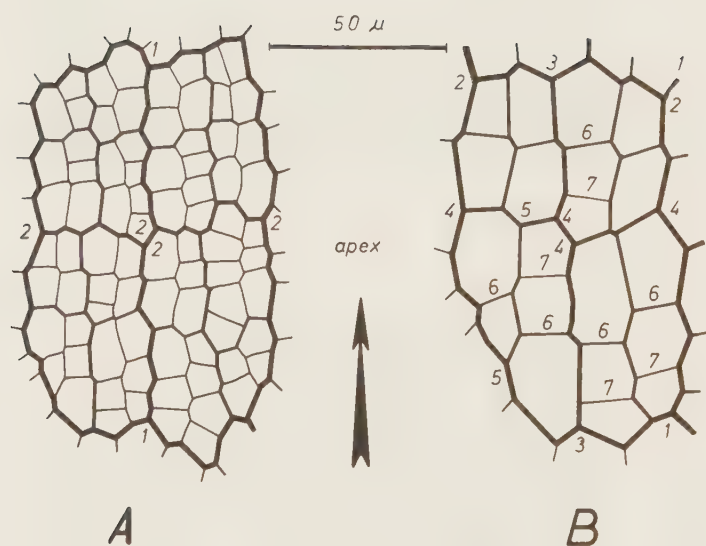


Fig. 10 : - Famille génétique de 80 cellules d'un rhizophore de 7 mm.

fig. 10 A : famille entière ;

fig. 10 B : détail du quart inférieur gauche.

Les chiffres indiquent la succession des plans de division cellulaire pendant la genèse de cette famille.

méristématique sous-apicale. L'apparition des nouvelles files cellulaires est relativement réduite, d'où le diamètre restreint du rhizophore en arrière du renflement apical. En effet, selon LÜCK (1962), une très petite différence du nombre initial de cellules entraîne, au bout d'un certain nombre de générations cellulaires, une importante variation du nombre de leurs descendantes.

Chez les rhizophores un peu plus âgés (2 mm de longueur) un gradient apparaît de l'apex vers la base du rhizophore . La fréquence des parois radiales contribuant à la croissance en largeur diminue progressivement de 50 à 10 % le long de la zone méristématique (fig. 8).

Ce gradient spatial est le reflet de ce qui se produit dans le temps. Pour une famille cellulaire donnée, les divisions ont lieu d'abord suivant deux directions perpendiculaires , ceci tant que le rhizophore est court, et que cette famille se trouve à une distance relativement faible de l'apex. La croissance intercalaire a pour résultat d'augmenter cette distance. Lorsqu'elle atteint une certaine valeur, l'orientation des divisions change, au sein de la famille ainsi éloignée de l'apex, alors que les familles cellulaires plus rapprochées de l'apex continuent à se diviser selon deux plans perpendiculaires.

La figure 10, qui représente une famille de 80 cellules, illustre ce processus. L'analyse de la succession des plans de division met en évidence 6 générations cellulaires. Certaines cellules de la sixième génération se sont déjà divisées, d'autres non. Ceci est en accord avec le fait que la famille en question est composée de 80 cellules, nombre intermédiaire entre 2^6 et 2^7 . Les parois successivement formées au cours des six premières générations sont alternativement radiales puis transversales ; par contre, les cellules de la septième génération proviennent d'une division orientée dans le même sens que celle ayant donné naissance à la sixième.

Dans les deux cas les cloisons sont perpendiculaires à l'axe du rhizophore.

Chez les rhizophores très âgés (50 mm), même les cellules situées directement en arrière du renflement apical se divisent en formant de préférence des parois transversales qui contribuent uniquement à la croissance en longueur du rhizophore (fig. 8).

Conclusion

On observe, au cours de la croissance du rhizophore, une modification du mécanisme qui détermine la direction des divisions cellulaires.

Chez les rhizophores très jeunes, les divisions sont orientées de manière à favoriser également la croissance en largeur (augmentation du nombre de files cellulaires) et en longueur (augmentation du nombre de cellules par file). L'orientation d'une division donnée est en relation directe avec l'orientation de la division précédente.

Chez les rhizophores très âgés, au contraire, la direction des divisions contribue davantage à l'accroissement en longueur qu'à l'accroissement en largeur.

Il existe un rapport étroit entre l'orientation des plans de division cellulaire et la forme élancée du rhizophore.

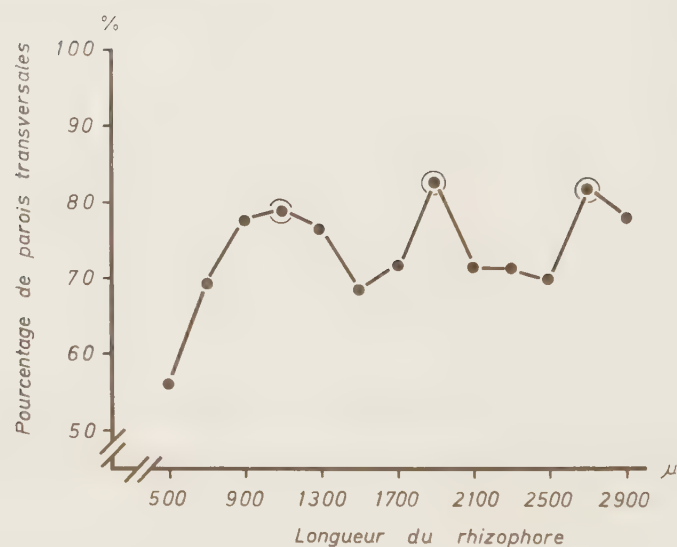


Fig. 11 : - Fréquence relative (%) de parois transversales formées dans la zone méristématique, au cours des deux dernières divisions, en fonction de la longueur du rhizopore. Les mesures ont été effectuées sur 29 rhizophores. Pour chaque rhizopore l'orientation de 150 parois cellulaires environ a été notée.

III - PERIODICITE

1- Variation périodique des plans de division cellulaire

L'étude de l'accroissement en longueur et en largeur a mis en évidence au cours du développement du rhizophore, un changement d'orientation des divisions successives. Le pourcentage de divisions perpendiculaires à l'axe du rhizophore augmente au détriment de la formation de nouvelles parois radiales. A cette tendance générale s'ajoutent des fluctuations de détail, qui ont un caractère périodique.

La fréquence relative des parois transversales, formées tout le long de la partie apicale (jusqu'à 550 μ de l'apex), a été analysée pour les rhizophores ayant entre 0,50 et 2,90 mm de longueur (fig. 11).

Chaque fois que la longueur totale du rhizophore augmente de 800 μ , le pourcentage des parois transversales est maximal. Ceci se produit lorsque le rhizophore atteint 1100, 1900 et 2700 μ de longueur. Ce phénomène n'a pas été mis en évidence pour les rhizophores plus longs que 3 mm, car la longueur de ces derniers n'a pu être déterminée à une centaine de microns près, comme c'est le cas pour les rhizophores de taille plus réduite.

Le rhizophore passe donc alternativement par des phases où les divisions sont orientées de manière à favoriser, soit l'accroissement en longueur, soit l'accroissement en largeur. Il faut cependant noter que, même lorsque l'orientation des divisions est relativement favorable à l'accroissement en largeur, le pourcentage de parois transversales est voisin de 70 % ; il atteint 80 % lorsque c'est l'accroissement en longueur qui est favorisé.

2- Modifications périodiques de l'étendue de la zone méristématique

LÜCK (1967, p. 7) souligne "l'influence de l'orientation des divisions cellulaires, sur les dimensions linéaires d'un tissu

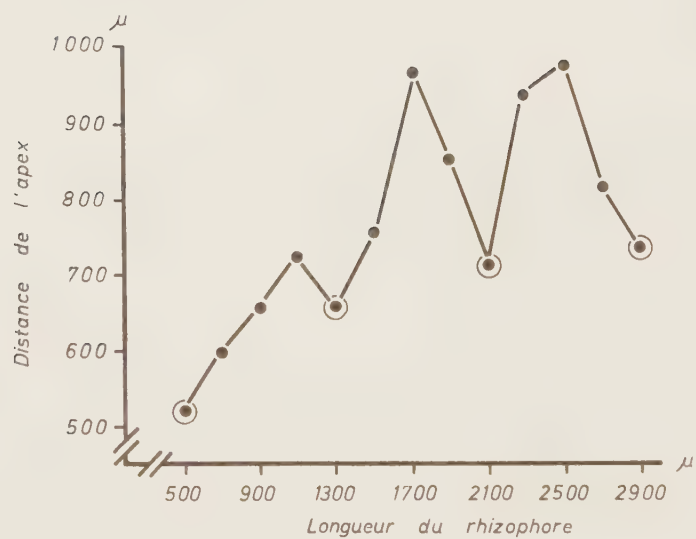


Fig. 12 : - Distance entre l'apex et les cellules de 20μ en fonction de la longueur du rhizopore.

en croissance. Ces dimensions augmenteront bien plus, en présence d'un même taux de divisions, si la croissance s'effectue dans une seule direction, que si elle se fait dans deux". Lorsque le pourcentage de formation des parois transversales est maximal (pics de la figure 11), la croissance unidimensionnelle est relativement plus favorisée que dans les cas de pourcentage minimal accompagnés de croissance plutôt bidimensionnelle. Par conséquent, si le taux de division cellulaire reste constant, il faut s'attendre à ce que la zone méristématique s'allonge lorsque la croissance unidimensionnelle est favorisée.

Pour estimer les variations éventuelles de l'étendue de cette zone, on prend comme critère l'emplacement (distance de l'apex) des cellules ayant, en moyenne, 20 μ de longueur. Des changements périodiques apparaissent (fig. 12). La période est la même que celle qui régit l'orientation des mitoses : 800 μ . Ceci est particulièrement clair lorsque l'étendue de la zone méristématique est minimale, dans les cas où le rhizophore atteint 500, 1300, 2100 et 2900 μ de longueur.

Le pourcentage de parois transversales, formées au cours des deux dernières mitoses, est maximal lorsque la longueur des rhizophores moulés est égale à 1900 ou à 2700 μ (fig. 11). Les divisions qui ont abouti à la formation de ces parois ont dû se produire lorsque le rhizophore était un peu plus jeune. Effectivement, c'est chez les rhizophores un peu plus courts (1700 et 2500 μ de longueur), que la zone méristématique est la plus étendue (fig. 12).

Conclusions

Les fréquences relatives des divisions destinées à contribuer, soit à l'accroissement en longueur, soit à l'accroissement en épaisseur du rhizophore, subissent des variations périodiques : pour des rhizophores de plus en plus longs (âgés), alternativement l'un, puis l'autre de ces plans de division est favorisé.

Ceci se traduit par une variation périodique de l'étendue de la zone méristématique sous-apicale.

DISCUSSION

Le mode de croissance du rhizophore de Selaginella Kraussiana A. Br. subit de continuelles variations. Celles-ci consistent essentiellement dans une diminution de la fréquence des mitoses et dans un changement d'orientation des divisions cellulaires.

La diminution de l'activité mitotique en fin de croissance est un phénomène fréquent, notamment chez les feuilles et les fruits (HABER, 1963^{et FOARD}). Dans certains cas, la croissance continue pendant un certain temps, après que toute division cellulaire ait cessé. Ceci se produit par exemple chez l'épiblaste et la coléorhize des plantules de blé (HABER et FOARD, 1964) et le coléoptile d'avoine (AVERY, PIPER et SMITH, 1945). Ces considérations, ajoutées aux faits que la longueur du rhizophore ne dépasse guère 6 à 10 cm et que le rhizophore est susceptible d'avoir des cellules très longues, permettaient de se demander si, lors des derniers stades du développement, la croissance du rhizophore ne résulte pas uniquement de l'allongement cellulaire ? Il n'en est rien puisque, chez les rhizophores très âgés (40 à 60 mm de longueur), il se produit encore une division cellulaire par file, chaque fois que le rhizophore s'allonge de 200 μ .

La croissance du rhizophore est polarisée ; l'extension selon l'axe longitudinal est importante, par rapport à l'augmentation de diamètre. Ceci pose le problème de savoir si cette polarisation est uniquement due à l'allongement

démessuré des cellules (près de 200 μ de longueur sur une dizaine de microns de diamètre), ou si la direction des divisions joue, elle aussi, un rôle déterminant ?

Chez les rhizophores très jeunes les divisions participent en proportions égales à l'accroissement en largeur et en longueur. Lorsque les rhizophores sont plus âgés à la fois l'orientation particulière des divisions et l'allongement important des cellules, contribuent à favoriser l'accroissement en longueur.

Ces résultats coïncident avec le fait que la largeur définitive du rhizophore est presque atteinte au cours des premiers stades du développement (fig. 6).

De nombreux auteurs se sont attachés à démontrer la nature périodique des processus de croissance. La plupart ont porté leur attention sur le problème des modifications de la vitesse de croissance, en liaison avec les variations quotidiennes de la thermopériode et de la photopériode. C'est le cas notamment de SACHS (1872), qui met en évidence, pour la croissance des tiges de dahlia, un maximum d'élongation peu après le lever du soleil et un minimum peu après son coucher. FRIESNER (1920), étudiant la croissance des racines de diverses Angiospermes, démontre que l'élongation des racines procède d'une manière rythmique, 2 ou plusieurs vagues se produisant pendant une période de 24 heures. Cet auteur prouve qu'il s'agit de rythmes endogènes, indépendants des conditions externes. De plus, selon lui, l'activité mitotique présenterait elle aussi des variations rythmiques. Ces derniers résultats sont à rapprocher des modifications périodiques de l'étendue de la zone méristématique du rhizophore de Selaginella Kraussiana. Cependant nos résultats ne nous ont pas permis de déceler si ces modifications sont uniquement attribuables aux changements d'orientation des divisions cellulaires ou, si

elles résultent également d'une variation de l'activité mitotique globale. Par contre, le fait d'avoir considéré l'orientation des plans de division, nous a permis de démontrer que ceux-ci sont alternativement favorables à l'accroissement en longueur, puis en largeur, du rhizophore.

RESUME

L'accroissement en longueur et en largeur du rhizophore de Selaginella Kraussiana A. Br. est analysé. Le mode de croissance varie constamment au cours du développement de cet organe.

1- Pendant les stades juvéniles, les divisions cellulaires sont, seules, responsables de la croissance du rhizophore et se produisent sur toute sa longueur. L'allongement cellulaire intervient seulement pour maintenir constante la taille des cellules. Peu à peu, l'activité mitotique cesse au niveau des couches superficielles de la partie apicale. En même temps se différencie une zone méristématique sous-apicale, plus tard, une zone d'allongement cellulaire et, enfin, une zone de maturité cellulaire plus basale.

A mesure que le rhizophore croît, l'allongement cellulaire joue un rôle de plus en plus prépondérant. La zone d'allongement cellulaire s'étale, d'une part au détriment de la zone de division et d'autre part en repoussant la zone de maturité cellulaire. Cependant, malgré une diminution importante de l'activité mitotique, les divisions cellulaires ne s'arrêtent pas.

A mesure que le rhizophore s'allonge, la maturité cellulaire est atteinte à des niveaux de plus en plus éloignés de l'apex. Chez les rhizophores jeunes, plus la maturité d'une cellule se produit tardivement, plus la taille finale de cette cellule est importante. A partir du moment où le rhizophore atteint près de 5 mm de longueur, toutes les nouvelles cellules arrivant à maturité ont, en moyenne, 190 μ de longueur.

2- Au cours de la croissance du rhizophore, se produit une modification du mécanisme qui détermine la direction des divisions. Chez les rhizophores très jeunes, toutes les divisions sont orientées de manière à favoriser également la croissance en largeur (augmentation du nombre de files cellulaires), et en longueur (augmentation du nombre de cellules par file). L'orientation d'une paroi cellulaire donnée est, alors, déterminée par la direction de la cloison précédemment formée. Chez les rhizophores très âgés, au contraire, l'orientation des divisions contribue davantage à l'accroissement en longueur (70 à 90 %), qu'à l'accroissement en largeur (10 à 30 %). Il existe un rapport étroit entre le sens des divisions et la morphogénèse.

3- En plus de ces variations d'ensemble du mode de croissance, des fluctuations de détail, qui ont un caractère périodique, sont mises en évidence. Elles affectent, notamment, l'orientation des plans de division cellulaire, et l'étendue de la zone méristématique sous-apicale.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AVERY (G.S.), PIPER (J.M.) et SMITH (P.), 1945.- Cell number

- successive segments of Avena coleoptiles of different ages : material for biochemist. Amer. Journ. Bot., 32, 575-579.
- BERGER (A.), FOULETIER (B.) et LUCK (H.B.), 1966.- Une technique pour recherches histogénétiques et biométriques. Naturalia Monspeliensia, sér. Bot. 17, 15-19.
- BRUCHMANN (H.), 1905.- Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br., Flora, 95, 150-166.
- CODRON (D.), 1967.- Analyse expérimentale de la valeur morphologique du rhizophore de deux Sélaginelles (S. kraussiana A. Br., S. uncinata Spring). D. E. S., Bot., Paris, inédit.
- FOULETIER (B.), 1966.- Sur la croissance sous-apicale du rhizophore de Selaginella Kraussiana A. Br. Naturalia Monspeliensia, sér. Bot., 17, 103-110.
- FOULETIER (B.) et LUCK (H.B.), 1967.- Sur les corrélations morphogénétiques chez les Sélaginelles. Flora, 157 B, 101-111.
- FRIESNER (R.C.), 1920.- Daily rhythms of elongation and cell division in certain roots. Amer. Journ. Bot., 7, 380-407.
- HABER (A.H.) et FOARD (D.E.), 1963.- Nonessentiality of concurrent cell divisions for degree of polarization of leaf growth. II. Evidence from untreated plants and from chemically induced changes of the degree of polarization. Amer. Journ. Bot., 50, 937-944.
- HABER (A.H.) et FOARD (D.E.), 1964.- Further studies of gamma irradiated wheat and their relevance to use of mitotic inhibition for developmental studies. Amer. Journ. Bot., 51 (2), 151-159.
- HARVEY-GIBSON (R.J.), 1902.- Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus Selaginella. Part IV. The root. Ann. Bot., 16, 449-466.
- LUCK (H.B.), 1962.- Sur l'histogénèse et la différenciation cellulaire. Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 12, 3, 1-23.
- NAGELI (C.) et LEITGEB (H.), 1868.- Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. wiss. Bot., 4, 124-158.

- SACHS (J.), 1872.- Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachstums (Streckung) der Internodien. Arbeiten Bot. Inst. Würzburg. 1 : 99-192.
- WEBER (E.), 1964.- Grundriss der biologischen Statistik. 5^e édition. Fischer, Jena.
- WEBSTER (T.R.) et STEEVES (T.A.), 1964.- Developmental morphology of the root of Selaginella Kraussiana A. Br. and Selaginella Wallacei Hieron. Canad. Journ. Bot., 42, 1665-1676.

TABLEAU 1

Longueur moyenne des cellules épidermiques selon leur position le long des rhizophores de différentes longueurs.

Longueur du rhizophore (en μ)	Nombre de rhizophores mesurés	distance de l'apex (en μ)																													
		0-100	100-200	200-300	300-400	400-500	500-600	600-700	700-800	800-900	900-1000	1000-1100	1100-1200	1200-1300	1300-1400	1400-1500	1500-1600	1600-1700	1700-1800	1800-1900	1900-2000	2000-2100	2100-2200	2200-2300	2300-2400	2400-2500	2500-2600	2600-2700	2700-2800	2800-2900	2900-3000
200-300	10	12,0	8,4	10,0																											
300-400	9	11,4	8,1	8,8	12,0																										
400-500	6	10,5	8,4	8,3	8,9	14,1																									
500-600	3	10,3	8,0	9,4	8,6	10,8	23,8																								
600-700	2	9,1	8,3	9,0	9,1	10,0	11,8	31,1																							
700-800	3	10,1	8,0	8,5	9,6	10,4	11,6	24,7	41,2																						
800-1000	1	9,4	8,5	8,5	10,2	10,3	11,4	19,0	35,1	40,0																					
1000-1200	3	9,8	8,1	9,0	9,9	11,9	14,2	16,1	21,7	28,7	38,6	54,7																			
1200-1400	3	10,0	8,7	8,3	9,9	11,4	15,4	20,0	30,0	39,9	49,1	56,2	75,7	81,7																	
1400-1600	2	8,5	7,9	8,2	10,1	11,1	11,0	14,5	20,0	24,0	28,4	45,0	55,1	66,2	80,8	63,6															
1600-1800	1	10,7	9,4	7,8	8,5	9,7	10,3	10,5	11,8	14,9	18,5	28,5	36,5	54,8	71,3	77,1	86,6	90,6													
1800-2000	1	8,0	7,7	7,6	9,1	9,1	8,6	10,5	14,7	19,9	33,3	31,1	52,0	70,9	77,6	76,6	81,8	86,3	72,5	85,0											
2000-2200	2	7,8	8,2	8,7	9,7	10,9	12,3	16,3	22,2	30,0	41,1	48,8	60,3	64,6	77,8	70,7	86,8	86,8	83,9	93,7	92,6	96,5									
2200-2400	2	8,7	7,1	8,8	10,1	10,0	11,0	11,6	13,9	15,5	22,0	24,9	33,3	46,5	49,3	56,6	57,3	63,5	82,7	85,2	82,5	89,7	94,1	73,5							
2400-2600	2	10,7	8,3	9,2	10,3	12,4	12,2	12,5	13,5	15,5	20,3	21,5	28,4	31,3	32,9	40,2	39,8	48,3	71,2	74,4	85,2	86,5	92,5	92,5	79,8	66,5					
2600-2800	1	10,3	8,4	10,3	10,8	12,3	13,6	14,6	16,7	21,9	25,6	32,9	38,3	51,4	56,3	56,1	59,4	68,6	80,4	85,0	107,2	86,2	106,6	108,7	93,4	101,8	106,7	105,0			
2800-3000	1	9,3	7,4	8,5	8,3	8,3	10,3	15,8	20,9	30,2	37,8	61,2	69,7	59,8	85,7	91,4	87,9	83,2	87,3	88,5	85,9	99,8	99,9	116,2	81,4	114,4	72,1	87,0	97,0	89,4	96,3

TABLEAU 2

Longueur du rhizophore (en mm)	Distance de l'apex (en μ)										
	50- 150	150- 500	500- 2000	2000- 3050	3050- 3650	3650- 4000	4000- 5000	5000- 9000	9000- 10000	10000- 49000	49000- 50000
2 - 3			71,3								
4 - 6	9,9	9,4	100,5				142,1				
8 - 12			104,3						142,1		
40 - 60	10,9	10,4	94,1		180,0		190				142,1

TABLEAU 3

Longueur du rhizophore (en mm)	Distance de l'apex (en μ)										
	50- 150	150- 500	500- 2000	2000- 3050	3050- 3650	3650- 4000	4000- 5000	5000- 9000	9000- 10000	10000- 49000	49000- 50000
2 - 3			8,2								
4 - 6		0,4					-8,5				
8 - 12	-0,5		7,2		0	0			-8,5		
40 - 60		1,1	6,6		4,3		0	0		0	-8,5

Tabl. 2 : - Longueur moyenne (μ) des cellules épidermiques.

Tabl. 3 : - Coefficients de régression de la longueur moyenne des cellules, en fonction de la distance de l'apex (μ / 100 μ).

Les valeurs qui ne sont pas statistiquement différentes ont été groupées (DUNCAN-test établi pour $P = 0,05$; WEBER, 1964).

DEUXIEME PARTIE
=====

CORRELATIONS
=====

(OBSERVATIONS ET EXPERIMENTATIONS)

1 - RELATIONS TOPOGRAPHIQUES ENTRE

- LE RHIZOPHORE,

- LA RAMIFICATION CAULINAIRE ET

- LA PHYLLOTAXIE

L'article suivant intitulé : "Variabilité morphologique chez Selaginella Kraussiana A. Br." a fait l'objet d'une communication au Colloque de Morphologie végétale de la Société Botanique de France à Strasbourg, en 1968.

Soc. bot. Fr., Mémoires 1969, 000-000.

Variabilité morphologique chez *Selaginella Kraussiana* A. Br.

par Mme B. FOULETIER

Institut botanique de la Faculté des Sciences
5, rue Auguste-Broussonet, 34-Montpellier

Résumé. — Des boutures de *Selaginella Kraussiana* A. Br. cultivées en étuve, donnent naissance à des formes anormales. Celles-ci sont caractérisées par l'absence du rameau à un niveau de la tige où sont présents soit un rhizophore, soit une « feuille angulaire », soit les deux simultanément. L'analyse de ces structures, basée sur 3748 observations, permet de conclure que la présence d'un rhizophore est indépendante de la ramification de la tige. Par contre, la présence du rameau est liée à celle du rhizophore et (la feuille angulaire de).

Summary. — The cuttings of *Selaginella Kraussiana* cultivated under controlled conditions give rise to various abnormal forms. These are characterised by the absence of the small branches (ramifications) on the main shoot ; by the presence, on occasions, of both the rhizophore and angular leaf together or at other times by the rhizophore or leaf alone.

From the analysis of 3748 observations of these morphological structures it is concluded that the presence of a rhizophore is independent of the ramifications of the main shoot. On the other hand a small branch (ramification) has not been found without a rhizophore and angular leaf.

Zusammenfassung. — In Kulturschränken aufgezogene Stecklinge von *Selaginella Kraussiana* A. Br. zeigen morphologische Anomalien. Es treten Fälle auf, bei denen die Regelmässigkeit der Verzweigungsordnung durch das Fehlen eines Seitenzweiges gestört ist. An diesen Orten treten trotzdem isolierte Wurzelträger, ein Mittel (= Gabel)blatt, oder auch beide gemeinsam auf. Die auf 3748 Beobachtungen gestützten Analysen dieser Strukturen erlauben den Schluss, dass bei *Selaginella Kraussiana* die Ausbildung eines Wurzelträgers unabhängig von der Gegenwart eines Seitenzweiges ist. Dagegen ist die Existenz eines Seitenzweiges (3748 Beobachtungen) stets mit der Bildung eines Wurzelträgers und eines Mittelblattes verbunden.

INTRODUCTION

Au cours de recherches antérieures, nous avons analysé le mode de croissance du rhizophore de *Selaginella Kraussiana* A. Br. (FOULETIER, 1966), et mis en évidence certaines relations morphogénétiques entre ce porte-racines et les autres parties de la plante (FOULETIER et LÜCK, 1967). De nombreux problèmes se posaient encore concernant notamment la position du rhizophore par rapport à la ramification de la tige. Sur des plantes cultivées dans des conditions optimales, près du point d'émission de chaque rameau, se développent sur la tige un rhizophore et une feuille

angulaire. Pour savoir si la présence de l'un de ces trois organes : rameau, feuille angulaire et rhizophore, est subordonnée à celle des deux autres, il faut rompre expérimentalement le mécanisme déterminant leur présence simultanée.

Ce résultat a été obtenu en modifiant les conditions de culture. Des formes anormales se développent alors, et leur analyse nous a permis de mettre en évidence des relations entre le rhizophore d'une part, le rameau et la feuille angulaire d'autre part.

Les observations faisant l'objet de cette note concernent uniquement l'appareil végétatif. Le cas des rhizophores transformés en tige feuillée ne sera pas envisagée ici.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les plantes proviennent des serres, où elles forment des tapis denses. Des boutures de celles-ci ont été cultivées dans différentes conditions :

1. En plein air, sans insolation directe.
2. Dans une chambre de culture décrite antérieurement (FOULETIER et LÜCK, 1967) (température : $21 \pm 2^\circ \text{C}$; humidité relative : $75 \pm 5\%$; éclairage artificiel par tubes fluorescents « Mazdafluor, blanc soleil et blanc brillant »).
3. Dans des étuves à germination vitrées, sans éclairage artificiel (température : 21°C , humidité relative voisine de 99%). Dans cette partie de l'expérience des boutures sont cultivées dans des pots carrés de 8 cm de côté. Les rhizophores correspondant aux ramifications nouvellement formées pendent en dehors du pot. N'entrant pas en contact avec le sol ils n'émettent pas de racines.

La vascularisation a été observée directement sous la loupe bino-culaire, après fixation pendant 24 h. dans un mélange d'alcool 96 %, de chloroforme et d'acide acétique (rapport 6 : 3 : 1).

S. Kraussiana est une espèce dorsiventrale. Comme face dorsale sera désignée celle qui est normalement tournée vers la lumière, et comme face ventrale la face opposée. Les deux faces latérales (fig. 1) sont creusées d'un sillon.

Les deux branches issues d'une ramification de la tige se développent inégalement. Elles seront, dans un sens purement descriptif, nommées tige et rameau.

RÉSULTATS

Les plantes cultivées en serre, en plein air, ou en chambre de culture, se développent normalement ; en étuve, au contraire, elles forment des rhizophores ou des feuilles surnuméraires et leurs rameaux n'alternent pas régulièrement de chaque côté de la tige principale.

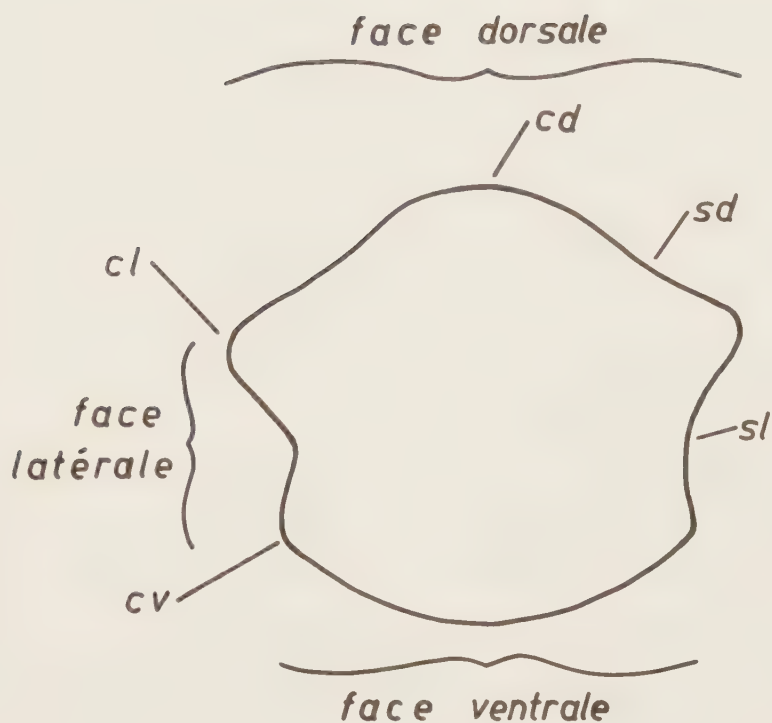


Fig. 1 : Coupe transversale, schématique, d'une tige de S. Kraussiana.
 (cd : la crête dorsale ; cl : une crête latéro-dorsale ;
 cv : une crête latéro-ventrale ; sd : un sillon dorsal ;
 sl : un sillon latéral).

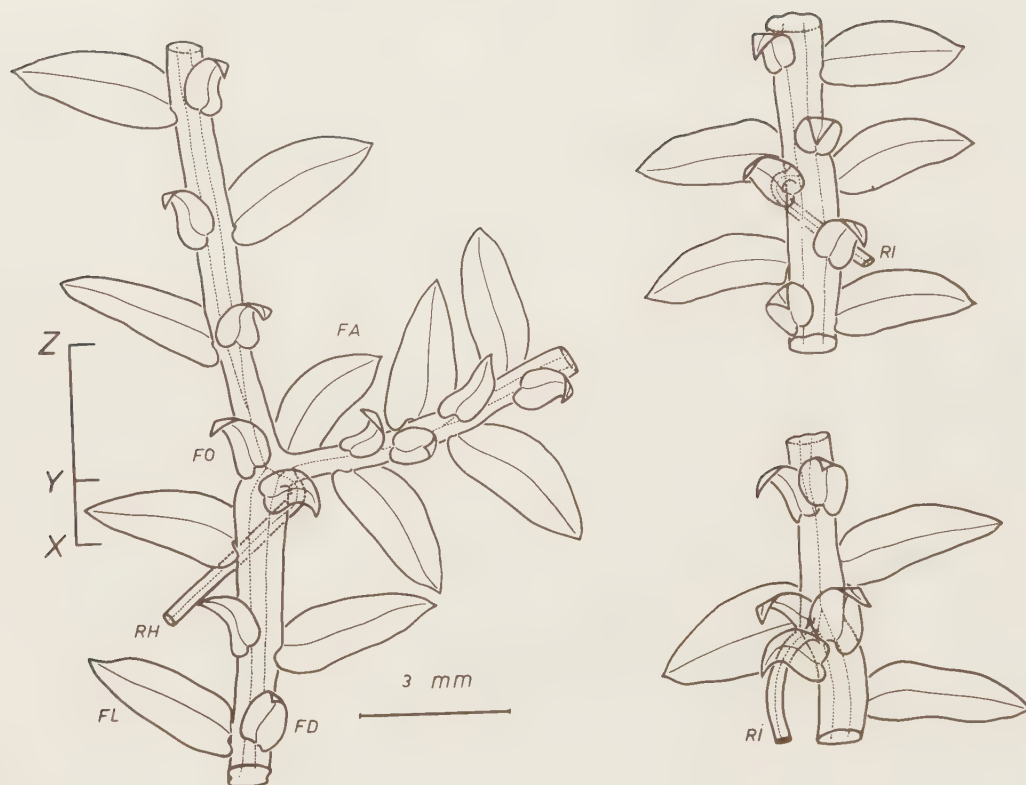


Fig. 2 : Fragments de tiges de *S. Kraussiana* présentant une ramification (partie gauche) ou un rhizophore isolé (partie droite). (FA : feuille angulaire ; FO : feuille dorsale opposée à la feuille angulaire ; FD et FL : feuilles dorsale et latérale appartenant à une même paire ; RH : rhizophore ; RI : rhizophore isolé).-Les lettres Y, X et Z délimitent les niveaux d'insertion respectifs de la feuille angulaire et des 2 feuilles latérales qui alternent avec elle.

En vue de rechercher une éventuelle interdépendance entre la présence d'un rhizophore et celle d'un rameau ou d'une feuille angulaire, on établit un tableau des fréquences relatives, groupant les 8 combinaisons théoriques possibles : le signe + indiquant la présence ; le signe — l'absence, de l'un des 3 organes (Tableau I). Le calcul des pourcentages est fondé sur les résultats de 3748 observations.

PREMIER CAS : UN RAMEAU, UNE FEUILLE ANGULAIRE, UN RHIZOPHORE

Structure normale. A l'aisselle de chaque rameau *adulte* sont insérés :

- sur la face ventrale une feuille angulaire (FA, fig. 2, partie gauche).
- sur le sillon dorsal, du même côté que le rameau, un rhizophore (RH).

1. RAMIFICATION DE LA TIGE :

Les rameaux sont insérés alternativement à droite et à gauche de la tige. SCHOUTE (1938, p. 23) signale la constance de cette disposition : « I have never seen two successive lateral branches at the same side of the main axis ».

La ramification est catadrome dans le sens d'EMBERGER (1960, p. 181). Un rameau d'ordre I (R_I , fig. 3) émet un premier rameau R_{II} *abaxial* par rapport à la tige ; les rameaux suivants alternent avec le premier ; de même R_{III} est *abaxial* par rapport à R_I .

2. RHIZOPHORES :

Nés à la face dorsale de la tige, les rhizophores contournent cette dernière, en passant toujours entre le rameau et la base de la tige (fig. 2, partie gauche). Comme les rameaux alternent, les rhizophores se dirigent successivement vers la droite et vers la gauche.

3. VASCULARISATION DE LA TIGE :

Entre 2 ramifications, la tige est bistélisque. A l'insertion d'un rameau, une anastomose transversale (BUVAT, 1955) relie les 2 stèles (fig. 2, partie gauche). Le cordon vasculaire du rhizophore est inséré au point de jonction de l'anastomose et de la stèle située vers le rameau.

En allant vers l'apex, les 2 stèles s'écartent : l'une continuant la vascularisation de la tige, l'autre rejoignant le rameau puis, après un court tronçon monostélisque, elles se subdivisent chacune en 2 stèles.

4. DIAMÈTRE DE LA TIGE :

La distance entre les 2 crêtes latéro-dorsales a été mesurée (fig. 1). La fig. 4 montre les variations du diamètre le long d'une tige :

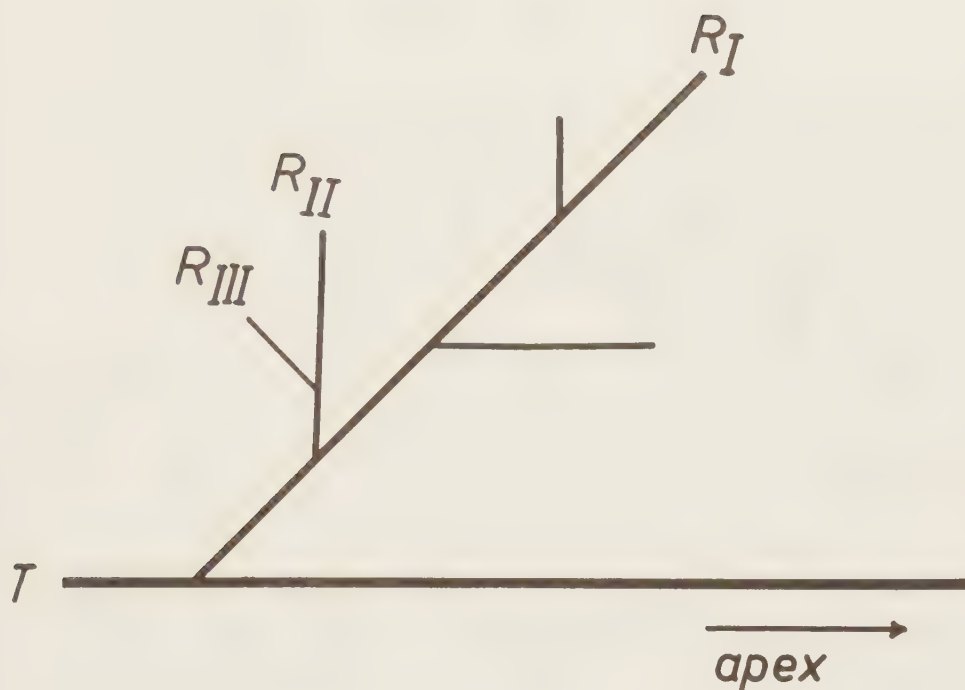


Fig. 3 : Schéma de la ramification catadrome des tiges de S. Kraussiana. (T : tige ; R_I , R_{II} et R_{III} : rameaux de premier, deuxième et troisième ordre).

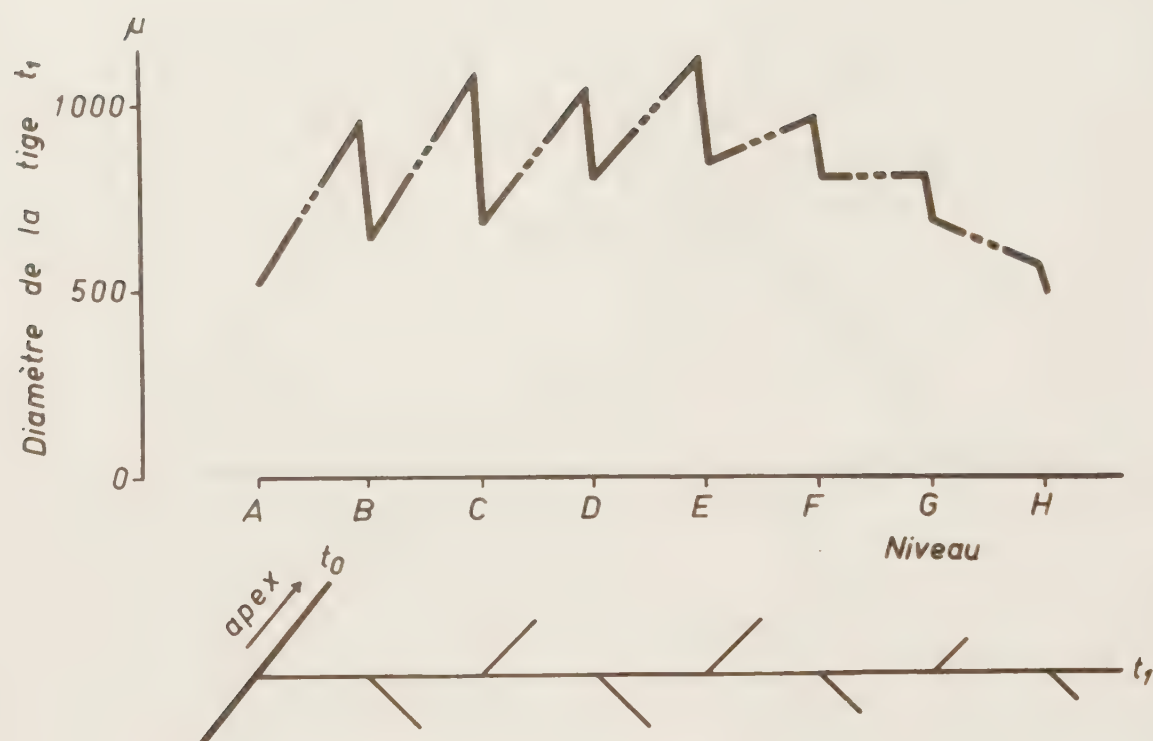


Fig. 4 : Variations du diamètre d'une tige. (Pour chaque ramification A, B, C..., le diamètre a été mesuré 1 mm basalement, et 1 mm apicalement par rapport à l'insertion du rameau).

le diamètre augmente progressivement, dans le sens acropète, le long de chaque entrefourche. Il reste constant le long de l'avant dernière et diminue le long de la dernière, à cause de la proximité de l'apex.

— A chaque ramification le diamètre diminue brusquement.

— Le diamètre, petit à la base de la tige, augmente jusqu'à la partie médiane de celle-ci, puis diminue vers l'apex.

5. DIFFÉRENTES FEUILLES :

Les différentes feuilles sont uninervées et apétiolées, du type microphyllé (EMBERGER, 1960, p. 139). On distingue :

— les petites feuilles (1,4 à 1,6 mm de longueur), cordiformes, insérées le long des 2 sillons dorsaux (fig. 1) ;

— les grandes feuilles (2,7 à 3,5 mm de longueur), asymétriques, prenant naissance sur les 2 faces latérales ;

— les feuilles angulaires, ventrales, symétriques, ayant la même taille que les feuilles latérales.

Les feuilles sont disposées par paires ; chaque paire se compose d'une grande feuille latérale (FL, fig. 2, partie gauche) et d'une petite feuille dorsale insérée du côté opposé (FD). Quelquefois, elles sont décalées (entrefourche VW, fig. 5).

De chaque côté de la tige sont insérées successivement : une feuille latérale, une feuille dorsale, une feuille latérale, ... etc. Au niveau de la ramification, cette succession n'est pas troublée du côté opposé au rameau ; car il y a une petite feuille dorsale (FO, fig. 2) opposée à la feuille angulaire ; du côté du rameau une feuille latérale est remplacée par la feuille angulaire (FA, fig. 2).

Le nombre de feuilles varie peu. Sur 406 entrefourches analysées nous en avons trouvé 105 (25,86 %) portant 3 feuilles par orthostique, 299 (73,65 %) avec 4 feuilles, et seulement 2 (0,49 %) avec 5 feuilles.

La feuille angulaire se rapproche de la plus basale des 2 feuilles latérales avec lesquelles elle alterne (fig. 2 : distance XY plus courte que YZ).

Nous avons observé 4 feuilles angulaires bifides que l'on peut rapprocher des cas décrits par HARVEY-GIBSON (1894) chez *S. molliceps* Spr. et par ROSELLO (1966) chez *S. Willdenovii* Baker.

DEUXIÈME CAS :

RAMEAU, FEUILLE ANGULAIRE, PAS DE RHIZOPHORE

Structure rencontrée *uniquement* au niveau des 3 ou 4 ramifications les plus apicales de chaque tige. Le rhizophore, à l'état de méristème angulaire, ne se voit pas encore ; se développant plus tardivement que le rameau et la feuille angulaire, il est encore caché par la feuille dorsale (FOULETIER et LÜCK, 1967, p. 101).

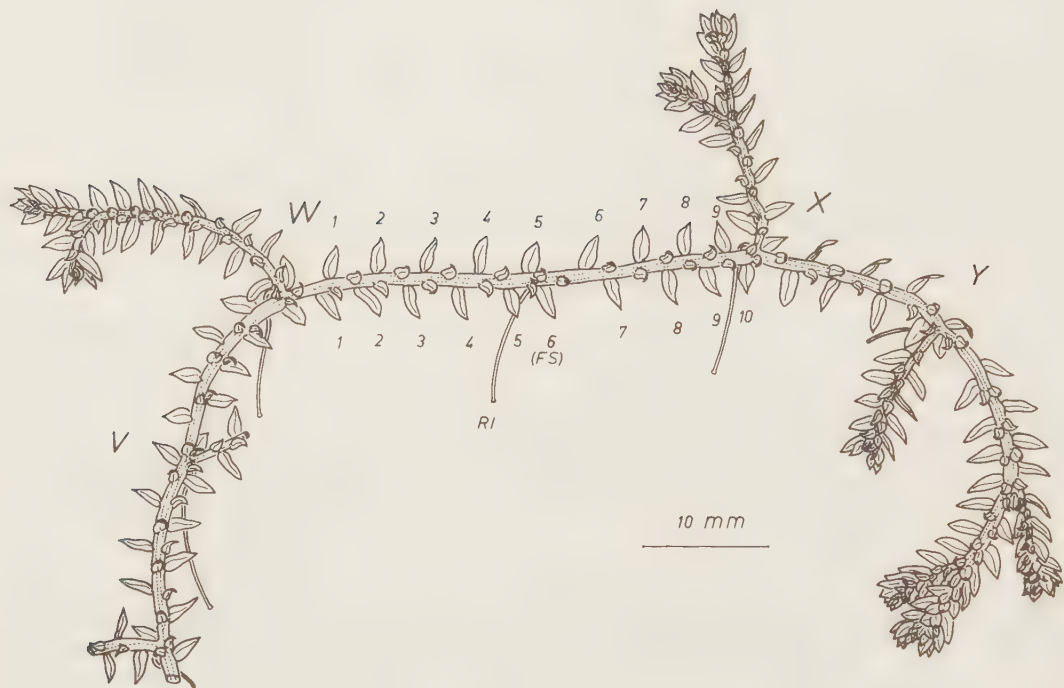


Fig. 5 : Tige de *Selaginella Kraussiana* présentant une entrefourche (WX) à rhizophore isolé (RI) et feuille supplémentaire (FS).
 -(Les lettres V, W, X et Y correspondent aux différents niveaux mentionnés dans le texte ; les feuilles latérales de l'entrefourche WX ont été numérotées séparément pour chaque orthostique).

A une distance plus grande de l'apex caulinaire, les rhizophores commencent à se développer et, le long des parties *adultes* des tiges, *cette forme* (rameau, feuille angulaire, pas de rhizophore) *n'a jamais été observée*, quelles que soient les conditions de culture.

TROISIÈME ET QUATRIÈME CAS : RAMEAU, PAS DE FEUILLE ANGULAIRE, RHIZOPHORE PRÉSENT (3^e CAS) OU ABSENT (4^e CAS)

STRUCTURES MORPHOLOGIQUES INOBSERVÉES chez *S. Kraussiana* ;
la présence du rameau et celle de la feuille angulaire sont liées.

CINQUIÈME CAS : PAS DE RAMEAU, « FEUILLE SUPPLÉMENTAIRE », RHIZOPHORE

Chez les plantes d'étuve, on remarque dans 5,7% des cas une feuille latérale supplémentaire (FS, fig. 5) et un rhizophore (RI) insérés sur une portion de tige dépourvue de rameau. Nous avons appelé « rhizophore isolé » ce rhizophore particulier. Près de son insertion, la tige présente fréquemment la même courbure qu'au niveau d'une ramification (comparer les figures A et B de la Pl. I).

1. ALTERNANCE DES RAMEAUX :

a) Il y a toujours interruption de l'alternance normale dans le cas envisagé : les rameaux limitant l'entrefourche WX (fig. 5) se développent du même côté.

b) Il peut y avoir 2 rhizophores (anomalie observée 7 fois), ou même 3 (anomalie observée 2 fois), insérés le long de la même entrefourche, mais à des niveaux différents. S'il y a 2 rhizophores (alternance interrompue 2 fois), les rameaux qui limitent l'entrefourche alternent ; s'il y en a 3 (alternance interrompue 3 fois), ces rameaux se développent du même côté.

Dans le cas représenté par la fig. 6, le rhizophore isolé prend naissance le long de l'entrefourche la plus basale d'un rameau R_I . Le premier rameau émis par R_X est alors *adaxial* par rapport à la tige, au lieu d'être *abaxial*.

2. LE RHIZOPHORE :

Le rhizophore isolé contourne l'axe d'un côté, les porte-racines limitant l'entrefourche qui lui a donné naissance se dirigent du côté opposé (fig. 5). L'alternance est régulière dans ce cas. Elle l'est également lorsque 2 ou 3 rhizophores isolés se développent sur une même entrefourche.

3. VASCULARISATION DE LA TIGE :

3 possibilités :

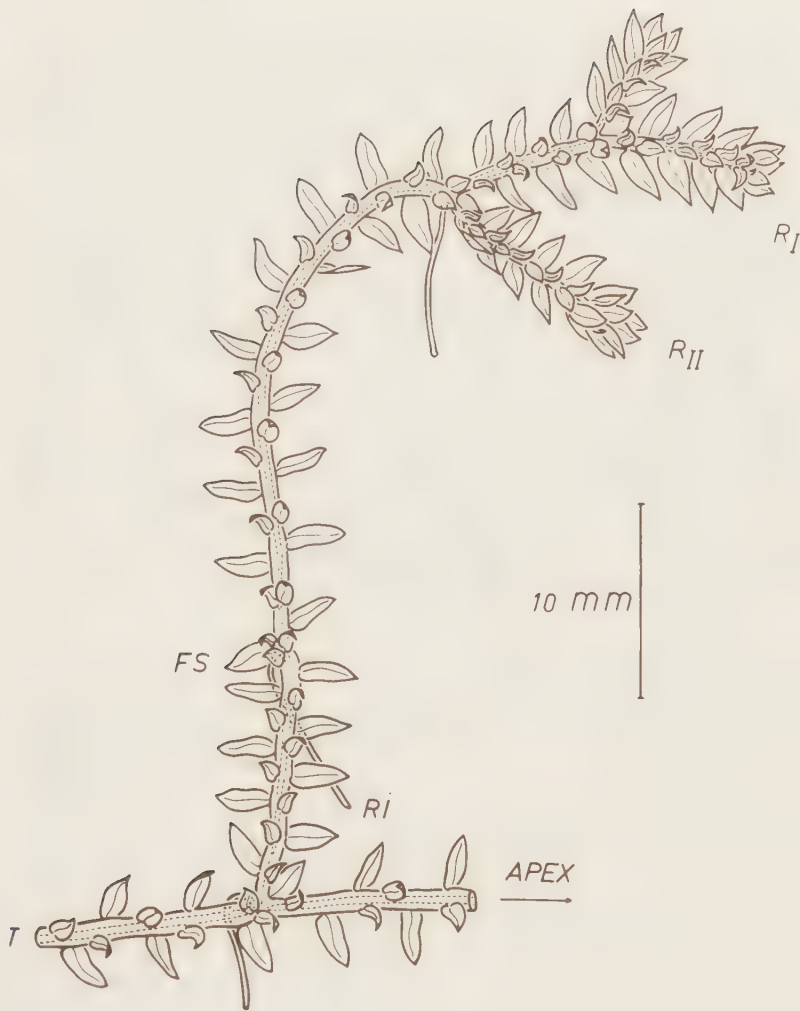


Fig. 6 : Rameau de *S. Kraussiana* portant un rhizophore isolé ($\dot{R}_I$) et une feuille supplémentaire (FS) insérés au niveau de l'entrefourche la plus basale. (T : tige).— R_{II} est adaxial.

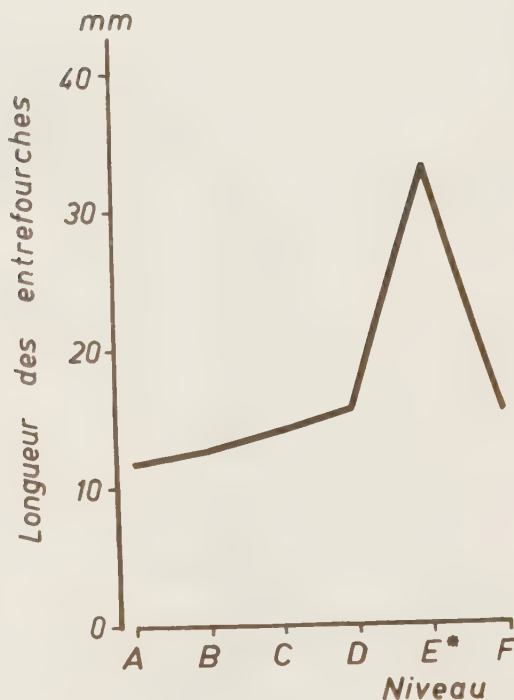
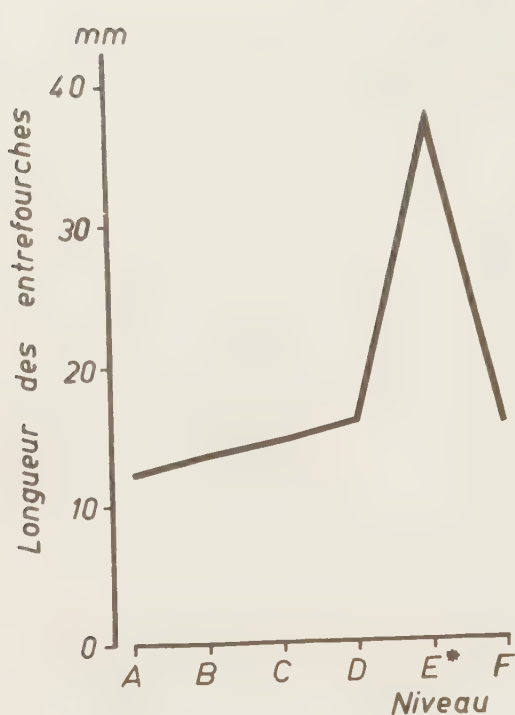


Fig. 7 : Variation de la longueur moyenne des entrefourches le long des tiges dont un rameau ne s'est pas développé :

Partie gauche : le rhizophore et une feuille supplémentaire se sont développés.

Partie droite : seule une feuille supplémentaire s'est développée.

* Entrefourche à rhizophore isolé ou feuille supplémentaire.

a) 2 stèles parallèles (13 cas sur 50) : le faisceau vasculaire du rhizophore se raccorde à la stèle située du côté où il contourne la tige (fig. 2, partie droite, vers le haut).

b) 2 stèles qui se rapprochent jusqu'au point d'émergence du rhizophore isolé, puis qui s'écartent l'une de l'autre (16 cas sur 50).

c) 2 stèles réunies par une anastomose transversale (fig. 2, partie droite, vers le bas), (21 cas sur 50). Du côté de l'apex, un tronçon monostélisque fait suite à l'anastomose. La vascularisation est alors semblable à celle qu'on observe à l'emplacement d'une ramification.

4. DIAMÈTRE DE LA TIGE :

39 tiges ont été mesurées : leur diamètre moyen est de 1090μ . Il diminue dans le sens acropète au niveau du rhizophore isolé. La diminution, pour une probabilité de 0,05, est égale à $165 \pm 5 \mu$.

Une seule des tiges observées ne présentait pas cette diminution.

La variation brusque du diamètre de la tige, lors de l'émission d'un rhizophore isolé, est comparable à celle qu'on observe pour une ramification (p. 4).

5. LONGUEUR DES ENTREFOURCHES :

La fig. 7 (partie gauche) représente les variations de la longueur moyenne des entrefourches, le long des tiges à rhizophore isolé et feuille supplémentaire.

a) Les 4 entrefourches basales par rapport à l'entrefourche à rhizophore isolé augmentent de 1,1 mm de longueur chacune dans le sens acropète : l'augmentation, calculée comme coefficient de régression linéaire, est significative ($P < 0,01$).

b) L'entrefourche à rhizophore isolé a une longueur de 38,1 mm; elle est l'homologue de 2 entrefourches normales, qui ont une longueur théorique de 34,6 mm.

Si elle était l'homologue de 3 entrefourches sa valeur théorique serait de 53,6 mm, donc nettement supérieure à la valeur réelle.

c) L'entrefourche placée apicalement par rapport au rhizophore isolé mesure 15,6 mm de longueur et celle placée basalement 15,8 mm. Il est probable qu'après avoir émis un rhizophore, mais pas de rameau, la tige recommence à se ramifier régulièrement.

6. NOMBRE ET DISPOSITION DES FEUILLES :

L'entrefourche WX de la fig. 5 illustre le fait que chaque entrefourche à rhizophore isolé possède une feuille latérale supplémentaire (FS) du côté vers lequel se dirige le rhizophore.

S'il y a deux rhizophores isolés le nombre de feuilles latérales est égal de chaque côté (une feuille supplémentaire de chaque côté).

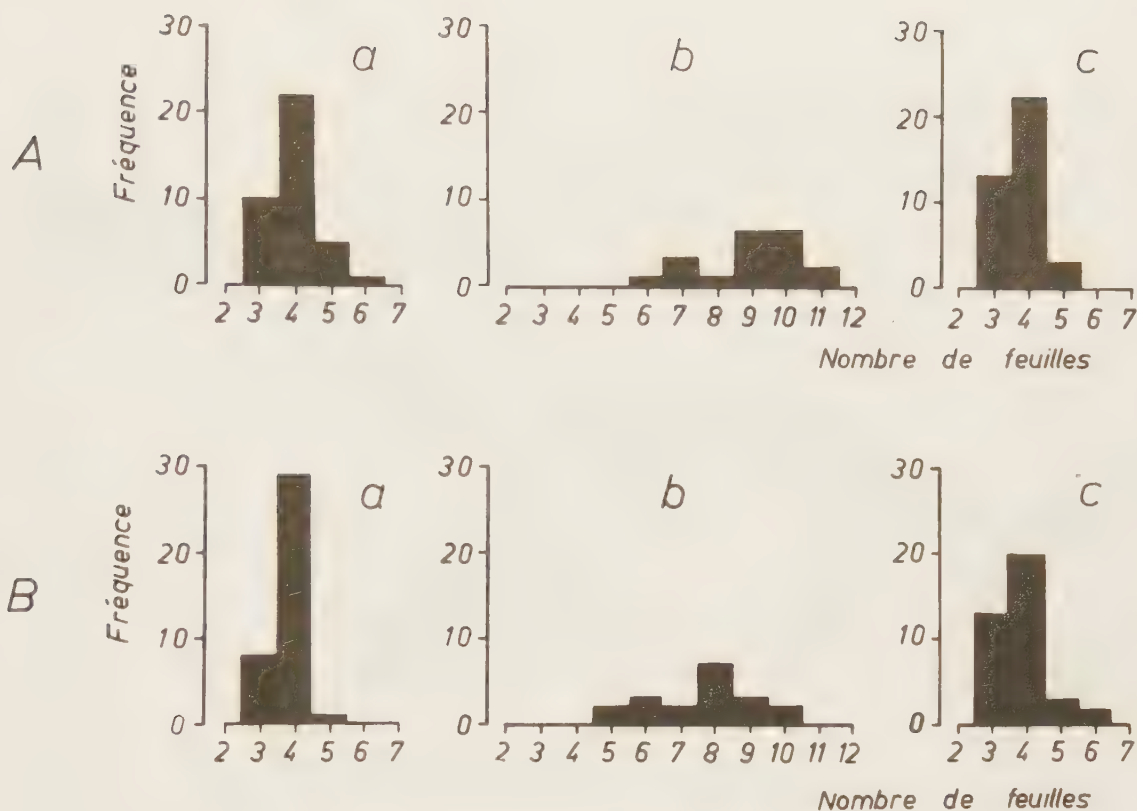


Fig. 8 : Nombre de feuilles latérales insérées de chaque côté des entrefourches.

A : tiges portant un rhizophore isolé et une feuille supplémentaire;

B : tiges portant une feuille supplémentaire.

(a : entrefourches basales par rapport à l'entrefourche anormale.- b : entrefourche anormale.- c : entrefourches apicales par rapport à l'entrefourche anormale).

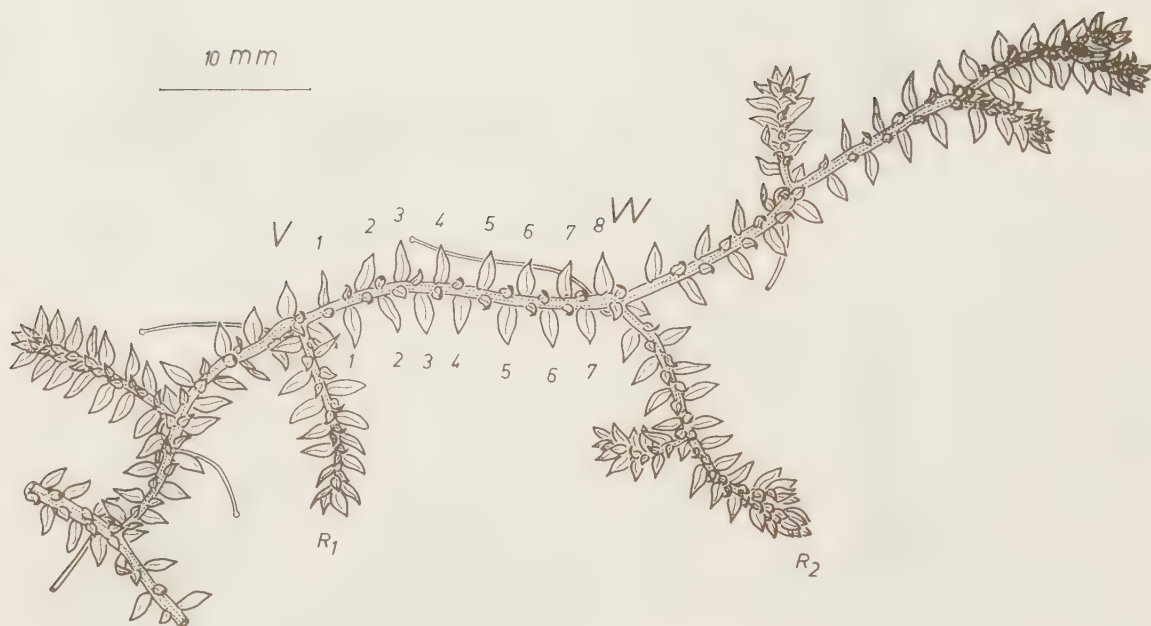


Fig. 9 : Tige de *S. Kraussiana* présentant une entrefourche (VW) à feuille supplémentaire et un défaut d'alternance des rameaux R_1 et R_2 . Les feuilles latérales de l'entrefourche VW ont été numérotées séparément pour chaque orthostique.

A chaque feuille latérale supplémentaire correspond une feuille dorsale supplémentaire, insérée du côté opposé de la tige.

La feuille latérale la plus proche du rhizophore isolé peut être bifide. Le même phénomène se produit parfois pour la feuille angulaire (p. 4).

La fig. 8 A montre que le nombre de feuilles insérées sur les entrefourches à rhizophore isolé est approximativement le double du nombre de feuilles porté par les entrefourches voisines.

La feuille supplémentaire a des caractères qui la rapprochent d'une feuille angulaire :

— taille identique ;

— développement du côté où se trouverait la feuille angulaire si l'alternance des rameaux était rétablie ;

— l'angle déterminé par la nervure de la feuille supplémentaire (*fs*, Pl. I C), et l'axe longitudinal de la tige, est, dans certains cas, identique à celui que formerait une feuille angulaire (FA, fig. 2). Ceci peut permettre de prévoir la formation d'un rhizophore isolé avant qu'il ne soit visible à l'œil nu ;

— la feuille supplémentaire, comme la feuille angulaire, au lieu d'alterner régulièrement avec les 2 feuilles latérales développées du côté opposé de la tige, est insérée tout près de la plus basale de ces 2 feuilles (*fs*, Pl. I C).

CONCLUSION :

L'ensemble des caractères observés concordent pour prouver que l'entrefourche à rhizophore isolé et feuille supplémentaire est l'homologue de 2 entrefourches normales.

SIXIÈME CAS : NI RAMEAU, NI RHIZOPHORE, MAIS UNE FEUILLE SUPPLÉMENTAIRE

Dans les étuves cette forme s'est développée dans 3% des cas. La fig. 9 montre une tige de *S. Kraussiana* présentant une telle structure :

— l'entrefourche VW porte 8 feuilles latérales d'un côté, et seulement 7 de l'autre : donc présence d'une feuille latérale supplémentaire d'un côté de l'entrefourche ; à celle-ci correspond une feuille dorsale supplémentaire du côté opposé.

— Les 2 stèles caulinaires restent parallèles. Cependant sur 28 cas examinés on a observé 3 fois un rapprochement des stèles.

— On note le défaut d'alternance des rhizophores, et des rameaux R_1 et R_2 .

L'entrefourche à feuille supplémentaire porte un nombre total de feuilles 2 fois plus élevé que les entrefourches voisines (Fig. 8 B).

LONGUEUR DES ENTREFOURCHES :

La fig. 7 (partie droite) représente les variations de la longueur moyenne des entrefourches de 28 tiges à feuille supplémentaire.

a) Les entrefourches s'allongent de 1,3 mm par entrefourche quand on se rapproche, dans le sens acropète, de la feuille supplémentaire : l'augmentation de longueur, calculée comme coefficient de régression linéaire, est significative ($P < 0,01$).

b) L'entrefourche à feuille supplémentaire mesure, en moyenne, 33,0 mm. Elle a la valeur morphologique de 2 entrefourches : La longueur théorique de celles-ci, calculée d'après la ligne de régression, égale 33,2 mm. Il y a 90 à 100 % de chances, pour qu'une différence aussi faible entre valeur théorique et valeur observée soit attribuable au hasard.

c) La longueur des 2 entrefourches limitant l'entrefourche à feuille supplémentaire est sensiblement la même : donc la croissance reprend normalement après l'émission de l'entrefourche à feuille supplémentaire.

La feuille supplémentaire est l'homologue de la feuille angulaire : elle se développe toujours du côté où se trouverait la feuille angulaire, s'il y en avait une. Dans le cas, notamment, où cette perturbation a lieu dans la partie basale d'un rameau, la feuille supplémentaire est abaxiale.

Dans certains cas, une feuille latérale particulière présente des caractères de la feuille angulaire :

— son insertion se rapproche de la plus basale des 2 feuilles avec lesquelles elle alterne ;

— sa nervure forme avec la partie apicale de l'axe caulinaire un angle aigu, tandis que les feuilles voisines déterminent un angle droit.

SEPTIÈME CAS :

NI RAMEAU, NI FEUILLE ANGULAIRE, MAIS PRÉSENCE D'UN RHIZOPHORE

Cette éventualité s'est effectivement produite dans 0,4 % des cas (1).

La Pl. I D montre un fragment de tige présentant une telle structure : un rhizophore (ri) est inséré à un niveau de la tige dépourvu de rameau ; les autres caractères morphologiques sont semblables à ceux des tiges à rhizophores normalement placés :

— l'alternance des rameaux n'est pas troublée ;

— le nombre de feuilles est égal de chaque côté de l'entrefourche (5) ;

— le nombre de feuilles et la longueur de l'entrefourche sont comparables à ceux des entrefourches voisines.

Il s'agit d'un rhizophore surnuméraire, qui n'est pas lié à la ramification de la tige. Le fait que sa présence trouble l'alternance régulière des autres rhizophores confirme cette conclusion.

HUITIÈME CAS : NI RAMEAU, NI FEUILLE ANGULAIRE, NI RHIZOPHORE

L'aspect est semblable à celui des entrefourches présentant une feuille supplémentaire, sans rameau et sans rhizophore. La seule différence réside dans l'absence de cette feuille supplémentaire.

Dans les 3 tiges présentant cette structure on observe une entrefourche :

— 2 fois plus longue que les entrefourches voisines (30,7 mm en moyenne au lieu de 14,2 mm),

— portant un nombre de feuilles 2 fois plus élevé (8 feuilles latérales de chaque côté au lieu de 4),

— limitée par 2 rameaux consécutifs insérés du même côté de la tige.

Cette entrefourche est l'homologue de 2 entrefourches.

CONCLUSION

L'observation de dizaines de milliers de tiges de *S. Kraussiana* nous permet de préciser les conditions nécessaires à la présence ou l'absence d'un rameau, d'une feuille angulaire ou d'un rhizophore. Il se dégage une hiérarchisation directionnelle pour les différentes combinaisons, c'est-à-dire pour les différentes expressions morphologiques possibles.

La présence du rameau est liée à la présence de la feuille angulaire et du rhizophore. Le long des parties adultes des tiges il n'y a jamais de rameau sans feuille angulaire et sans rhizophore. Par conséquent, au moment où la tige se ramifie, on peut prévoir l'existence d'un rhizophore et d'une feuille angulaire au niveau de la ramification correspondante.

En l'absence du rameau, une feuille supplémentaire, qui présente parfois certains caractères de la feuille angulaire, peut se développer. Cependant, elle n'est pas insérée ventralement, comme une véritable feuille angulaire.

En l'absence du rameau un rhizophore peut se développer. Dans la plupart des cas, il n'est pas inséré en un point quelconque, mais à un niveau où devrait se trouver un rameau. Nous avons également observé quelques cas où la présence du rhizophore n'était même pas soumise à cette contrainte topographique. Nous en concluons que la présence du rhizophore est indépendante de la présence d'une éventuelle ramification.

Ce travail a été effectué sous la direction du Dr H. B. LÜCK, Maître de Recherches au C.N.R.S.

Intervention de M. LOISEAU :

A chaque grande feuille de *Sélaginelle* est opposée habituellement une petite feuille. Est-ce le cas aussi pour la feuille supplémentaire apparaissant en l'absence de rameau ?

Réponse de Mme FOULETIER :

Oui, il y a une feuille dorsale supplémentaire opposée à la feuille latérale supplémentaire. Au niveau de la ramification il y a aussi une petite feuille dorsale opposée à la feuille angulaire.

Intervention de Mlle ASTIE :

A quelle température cultivez-vous vos *Sélaginelles* en étuve ?

La température, est-elle constante ou y a-t-il des alternances de température ?

Quel éclairage employez-vous ?

Réponses de Mme FOULETIER :

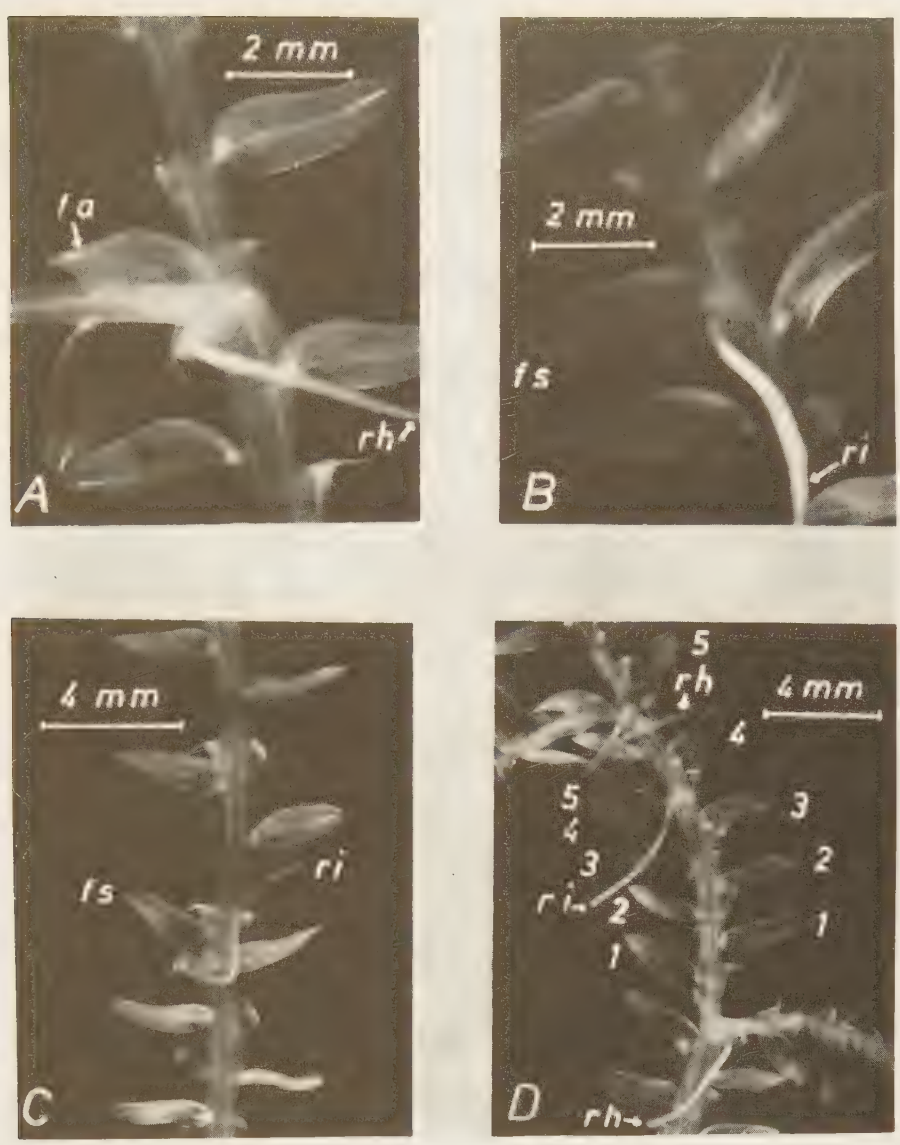
- 1) 21° C.
- 2) La température pouvait varier entre 19 et 23° C.
- 3) Pas d'éclairage artificiel. Les étuves ont des portes vitrées et sont placées à 1 m d'une baie exposée au Nord-Ouest.

(1) WEBSTER et STEEVES (1967, p. 396) ont observé 3 fois un cas semblable chez *S. Martensii*.

BIBLIOGRAPHIE

- BUVAT (R.). — 1955, Fonctionnement de l'apex des tiges dichotomes et bistéliques de *Selaginella Kraussiana* Brown. *C.R. Acad. Sc.*, 241, 1979-1982.
- EMBERGER (L.). — 1960, Les végétaux vasculaires. T. I in CHADEFAUD et EMBERGER, *Traité de Botanique systématique*. Ed. Masson, Paris.
- FOULETIER (B.). — 1966, Sur la croissance sous-apicale du rhizophore de *Selaginella Kraussiana* A. Br. *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 17, 103-110.
- FOULETIER (B.) et LÜCK (H. B.). — 1967, Sur les corrélations morphogénétiques chez les *Sélaginelles*. *Flora*, 157, B, 101-111.
- HARVEY-GIBSON (R. J.). — 1894, Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus *Selaginella* Spr. Part. I. The stem. *Ann. Bot.*, 8, 133-206.
- ROSELLO (S.). — 1966, L'anatomie de *Selaginella Willdenowii* Baker et la notion de polystélie. *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 17, 189-216.
- SCHOUTE (J.C.). — 1938, Morphology. in *Manual of Pteridology*, The Haag, 1-64.
- WEBSTER (T.R.) et STEEVES (T.A.). — 1967, Developmental morphology of the root of *Selaginella Martensii* Spring. *Canadian Journ. Bot.*, 45, 395-404.

PLANCHE 1



A et B: Comparaison d'une ramification normale (A) et du niveau d'insertion d'un rhizophore isolé (B). La courbure de la tige est identique dans les 2 cas.

C : Fragment de tige portant un rhizophore isolé et une feuille supplémentaire. L'angle déterminé par la feuille supplémentaire et la tige est plus aigu que l'angle formé par les feuilles voisines. La feuille supplémentaire a subi une translation vers la base de la tige.

D : Entrefourche à rhizophore isolé. Les rameaux alternent et le nombre de feuilles latérales (1 à 5) est égal de chaque côté de l'entrefourche.

(fa : feuille angulaire ; fs : feuille supplémentaire ; ri : rhizophore isolé ; rh : rhizophore).

(A et B : photos J. BERTRAND).

TABLEAU 1

	Rameau	Feuille "angulaire"	Rhizophore	Serres n = 1874 %	Étuves n = 1874 %	Remarques
1	+	+	+	80,4	63,9	Stade adulte : cas normal
2	+	+	-	19,6 0	26,8 0	Stade juvénile : cas normal Stade adulte : jamais observé
3	+	-	+	0	0	Jamais observé
4	+	-	-	0	0	
5	-	+	+	0	5,7	Rhizophore isolé + feuille supplémentaire
6	-	+	-	0	3,0	Feuille supplémentaire
7	-	-	+	0	0,4	Rhizophore isolé
8	-	-	-	0	0,2	

Fréquences relatives des 8 combinaisons possibles entre la présence (+) et l'absence (-) du rameau, de la feuille "angulaire" et du rhizophore.

2- INFLUENCE DES PARTIES BASALES DE LA PLANTE SUR LA CROISSANCE DU RHIZOPHORE

Depuis les travaux expérimentaux de BEHRENS (1897) sur Selaginella inaequalifolia, BRUCHMANN (1905) sur S. Kraussiana, WILLIAMS (1931 et 1937) sur S. Martensii et Lobii, et SEIDL (1940) sur S. Martensii, on connaît l'influence de l'apex caulinaire sur la détermination du méristème angulaire, qui peut se développer en rhizophore ou en tige feuillée. D'après BRUCHMANN (1905) la décapitation des jeunes plantules de S. Kraussiana provoque le développement du méristème angulaire en rameau feuillé. Selon WILLIAMS (1937) l'application d'hétéroauxine sur les parties apicales de boutures décapitées empêche la transformation du jeune rhizophore en tige. L'apex de la tige jouerait, par l'intermédiaire d'un mécanisme hormonal, un rôle fondamental sur le déterminisme du méristème angulaire.

Nous avons voulu étendre ces connaissances des corrélations chez les Sélaginelles, en recherchant l'influence des parties basales de la plante sur la croissance du rhizophore. Cette analyse a été effectuée aux deux niveaux d'organisation morphologique et histologique.

Flora, Abt. B, Bd. 157, S. 101—111 (1967)

C.N.R.S./Institut de Botanique de l'Université de Montpellier

Sur les corrélations morphogénétiques chez les Sélaginelles. — I

Par BERNADETTE FOULETIER et HERMANN B. LÜCK

Avec 6 figures dans le texte

(Reçu le 27 décembre 1966)

Introduction

Dans un travail antérieur (FOULETIER 1966), la croissance en longueur du rhizophore de *Selaginella Kraussiana* A. Br. a été quantitativement analysée au niveau cellulaire. Ceci a été réalisé à l'aide d'une méthode nouvelle qui permet de mouler les méristèmes apicaux les plus délicats, et d'en étudier les sculptures fines (BERGER, FOULETIER et LÜCK 1966). Dans la présente note, ces recherches sont étendues aux relations entre la poussée du rhizophore (porte-racines) et les parties adultes de la plante. En vue de détecter des corrélations éventuelles, des portions basales plus ou moins importantes ont été enlevées, ce qui revient à effectuer des boutures de différentes longueurs. La croissance des rhizophores correspondant aux boutures a été analysée.

Matériel et méthodes

Toutes les plantes destinées à être bouturées sont choisies de telle sorte qu'aucun des rhizophores correspondant aux 7 ramifications les plus apicales ne porte de racines; les rhizophores insérés au niveau des 3 ramifications les plus apicales de chaque tige ont une longueur inférieure à 0,5 mm, et sont cachés par la feuille dorsale correspondante. Les plantes ainsi choisies sont, ensuite, réparties au hasard entre les divers traitements. Dans tous les cas, le rameau le plus apical lors du bouturage, et le rhizophore correspondant, portent le numéro 1; les rhizophores et les rameaux suivants, en allant de l'apex vers la base, sont successivement numérotés de 2 à 7 (fig. 1). Les boutures les plus courtes sont formées par un fragment apical de tige portant une seule ramification (fig. 4, partie gauche); elles seront appelées B₁. Les boutures plus longues seront successivement nommées B₂, B₃, B₄, B₅, B₆ et B₇, selon que la portion de tige bouturée présente 2, 3, 4, 5, 6 ou 7 rameaux. La figure 1 représente schématiquement une bouture B₇.

Les tiges de *Selaginella Kraussiana* étant plagiotropes, les boutures sont déposées horizontalement sur un mélange, en parties égales, de tourbe et de terre de bruyère; aucune partie de la plante n'est enfoncée dans le sol. Les boutures sont placées dans une chambre de culture où la température est maintenue à 21 ± 2 °C et l'humidité relative à 75 ± 5 %. L'éclairage est fourni par des tubes fluorescents Mazdafluor blanc brillant et blanc soleil de luxe, placés à 0,90 m des cultures; la photopériode est de 16:8 heures.

Les données ont été analysées par les méthodes statistiques, telles que l'analyse de variance et de covariance, la régression linéaire et le calcul de la médiane (MATHER 1964, SNEDECOR 1956, WEBER 1964).

Résultats

1 — Vitesse relative de croissance des rhizophores de même âge, mais appartenant à des boutures plus ou moins longues.

Quinze tiges de *Selaginella* sont réparties en 3 groupes de boutures: B₃ (boutures les plus courtes), B₅ et B₇ (boutures les plus longues).

La croissance des rhizophores correspondant aux rameaux 3 (fig. 1, ra₃) a été analysée. La figure 2 représente les courbes de croissance de ces rhizophores entre 1 et 3,5 mm de longueur. La régression linéaire donne une bonne estimation de ces courbes, après transformation en logarithmes des longueurs mesurées. Les coefficients de régression ne diffèrent pas significativement entre eux; ceci indique que, pendant cette période de la croissance, les rhizophores des boutures de longueur différente poussent avec la même vitesse relative. Ce taux relatif de croissance, estimé par les coefficients de régression, varie autour de 40 %; la longueur des rhizophores augmente de 40 % en 24 heures.

Les courbes de la figure 2, bien que parallèles, ne se recouvrent pas; elles sont significativement décalées. Les rhizophores des boutures de différentes longueurs, qui poussent avec la même vitesse relative à partir du moment où ils atteignent 1 mm de longueur, se comportent donc différemment lorsqu'ils sont plus jeunes. C'est pourquoi, la croissance des rhizophores plus courts que 1 mm a été analysée à l'aide d'une deuxième expérience.

Vingt cinq tiges de *Selaginella* sont réparties en 5 groupes de boutures de longueur différente: B₃, B₄, B₅, B₆ et B₇. Comme dans l'expérience précédente, les 3 rhizophores les plus apicaux de chaque tige ont une longueur inférieure à 0,5 mm le jour du bouturage. La croissance du plus basal (rh₃) de ces 3 rhizophores a été suivie, à partir du jour où les plantes sont bouturées, jusqu'au jour où chaque porte-racines rh₃ atteint 1 mm de longueur. Pour faciliter les mesures quotidiennes, la feuille dorsale, à l'aisselle de laquelle se développe le rhizophore, a été ôtée le jour du bouturage.

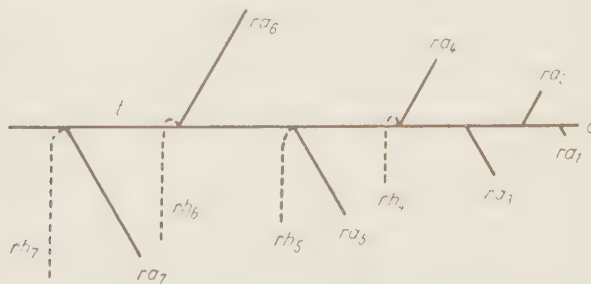


Fig. 1. Représentation schématique d'une bouture à 7 ramifications (B₇). (Les rhizophores ayant moins de 0,5 mm de longueur lors du bouturage ne sont pas figurés sur le schéma. Aucun des rhizophores ne porte de racines). t: tige; a: apex; ra: rameaux; rh: rhizophores.

Les courbes de croissance sont données dans la figure 3. L'augmentation de longueur du rhizophore, survenue au cours des 3 jours qui suivent le bouturage, a été comparée, entre les boutures de différentes longueurs. Le jour du bouturage, les rhizophores rh_3 ont, en moyenne, 325μ de longueur. Pour éviter les erreurs qui pourraient résulter des variations autour de cette moyenne, une correction des

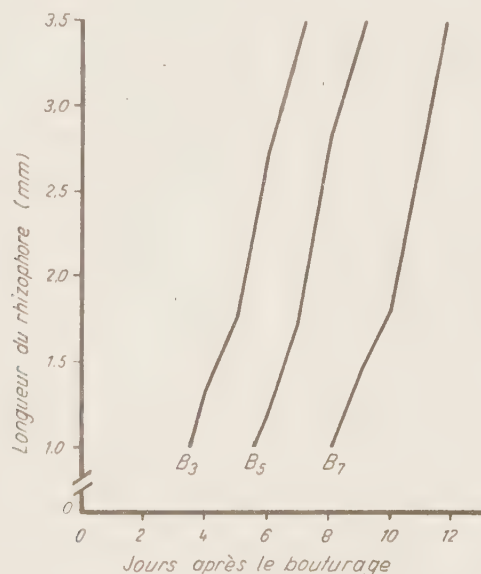


Fig. 2. Courbe de croissance des rhizophores provenant de boutures plus ou moins longues (B_3 , B_5 et B_7).

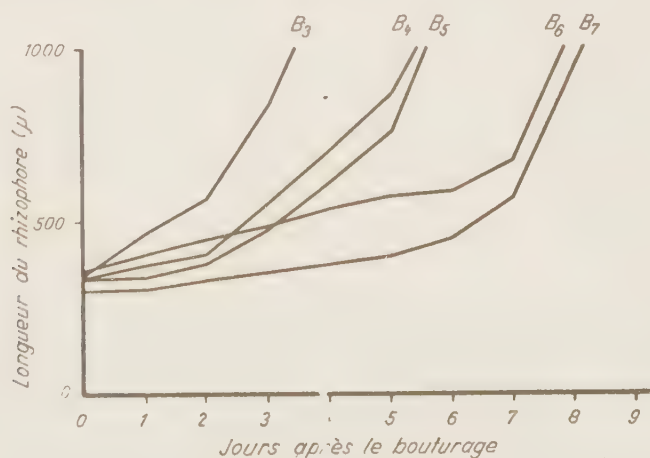


Fig. 3. Courbe de croissance des rhizophores. Les boutures B_3 , B_4 , B_5 , B_6 et B_7 sont formées par des fragments apicaux de tige portant respectivement 3, 4, 5, 6 et 7 rameaux.)

mesures a été effectuée, à l'aide d'une analyse de covariance (MATHER 1964, p. 122). Ces mesures corrigées montrent que, pendant les 3 jours qui suivent le bouturage, la croissance des porte-racines rh_3 diffère significativement suivant la longueur de la bouture. L'augmentation de longueur est maximale pour les boutures à 3 ramifications (B_3); elle égale $347 \mu/3$ jours. Pour l'ensemble des autres boutures (B_4 à B_7) l'augmentation de longueur est égale à $100 \mu/3$ jours.

En outre, les valeurs qui représentent le temps écoulé entre le bouturage et le moment où le rhizophore atteint 1 mm de longueur, ont été déterminées, par interpolation, d'après la courbe de croissance de chaque rhizophore. Les moyennes ont ensuite été comparées à l'aide d'une analyse de variance, et une moyenne commune a été calculée pour les valeurs qui ne diffèrent pas significativement.

Ce sont les rhizophores rh_3 des boutures les plus courtes (B_3) qui atteignent les premiers, 1 mm de longueur, en moyenne 3,4 jours après le bouturage. Ces porte-racines sont insérés vers la base de la bouture, tout près du niveau où la tige a été sectionnée lors du bouturage. Ils commencent à s'allonger immédiatement après le bouturage; la courbe correspondante de la figure 3 (B_3) ne présente pas de portion parallèle à l'axe des abscisses. Les rhizophores rh_3 des boutures B_4 et B_5 atteignent 1 mm de longueur 5,5 jours après le bouturage, et ceux des B_6 et B_7 8,0 jours après. Dans ces cas, le bouturage est suivi par une période de latence au cours de laquelle le rhizophore rh_3 ne s'allonge presque pas (fig. 3, B_4 à B_7). La durée de cette phase de latence varie en fonction de la longueur de la bouture; chez les boutures B_4 et B_5 elle est de 2 jours, chez les boutures B_6 et B_7 elle atteint 6 jours. Ceci explique le décalage des courbes de croissance de la figure 2. A partir du moment où les rhizophores atteignent 1 mm de longueur leur vitesse relative de croissance est la même quelle que soit la longueur des boutures auxquelles ils appartiennent.

De ce qui précède, les effets de l'ablation des parties basales de la plante sont limités à la première semaine qui suit le bouturage. Ce résultat a été acquis avec des rhizophores ayant déjà 300 ou 400 μ de longueur au moment du bouturage (rh_3). Il reste à voir si les porte-racines plus jeunes (rh_2 et rh_1) réagissent de la même manière à cette influence de courte durée. C'est le but de l'expérience suivante.

2 — Influence de l'ablation des parties basales de la plante sur des rhizophores d'âge différent.

Cette expérience s'est poursuivie pendant une période plus longue que les précédentes (2 mois). Les rhizophores, très fragiles — leur diamètre ne dépasse pas 250 μ — risquaient d'être lésés au cours de mesures quotidiennes. C'est pourquoi nous avons seulement noté le moment où chaque rhizophore atteint 2 mm de longueur. La longueur de 2 mm a été choisie, de préférence à celle de 1 mm, pour augmenter l'exactitude des mesures.

245 tiges de *Selaginella Kraussiana* sont réparties en 7 groupes de boutures. Les 35 boutures les plus courtes (B_1) sont formées par un fragment apical de tige de 0,5 à 1 cm de longueur comportant une seule ramification (fig. 4, partie gauche). Les autres boutures, de plus en plus longues,

sont constituées par des portions apicales de tige, portant respectivement 2, 3, 4, 5, 6 ou 7 rameaux (B_2 à B_7). Comme dans les 2 premières expériences, les rhizophores correspondant aux 3 ramifications les plus apicales de chaque tige n'atteignent pas encore 0,5 mm de longueur lors du bouturage, et sont cachés par la feuille dorsale correspondante.

La figure 5a représente le temps nécessaire pour que 50 % de ces rhizophores en voie de formation atteignent 2 mm de longueur (calcul de la médiane d'après WEBER 1964, p. 62). La médiane a été choisie, au lieu de la moyenne arithmétique, car elle permet de ne pas tenir compte des quelques rhizophores qui ne s'étaient pas encore développés au bout de 60 jours.

Le rhizophore rh_3 apparaît le premier, et se développe selon le mode déjà décrit (cf. fig. 2 et 3); il commence à s'allonger d'autant plus tôt que la bouture est plus courte; la courbe correspondante de la figure 5a est croissante.

Les rhizophores se développant toujours dans un ordre acropète, rh_2 apparaît quelques jours après rh_3 . Comme ce dernier, il se développe d'abord chez les boutures les plus courtes, B_2 et B_3 , et ensuite chez les boutures plus longues, B_4 à B_7 . La courbe correspondante de la figure 5a présente une portion croissante (de B_2 à B_4) et un pallier (de B_4 à B_6); chez les boutures B_7 , le rhizophore rh_2 a tendance à se développer un peu plus tôt que chez les boutures B_4 à B_6 .

Le rhizophore dont la croissance est la plus modifiée par la longueur de la bouture est rh_1 . Celui-ci se développe au niveau de la ramification la plus apicale lors du bouturage. Comme les rhizophores insérés plus basalement que lui, il apparaît le plus tôt possible si on enlève toutes les portions de la plante, basales par rapport à son point d'insertion (boutures B_1 , fig. 4, partie droite). Pour les boutures plus longues (B_2 à B_7) la courbe correspondante de la figure 5a est décroissante: les rhizophores rh_1 se développent d'autant plus tôt que la bouture est plus longue.

Les résultats de cette expérience permettent de conclure que la croissance des 3 rhizophores rh_1 , rh_2 et rh_3 est modifiée différemment suivant la longueur de la bouture.

— L'ablation de toutes les portions de la plante, basales par rapport au point d'insertion d'un rhizophore donné (rh_1 des boutures B_1 , rh_2 des boutures B_2 et rh_3 des boutures B_3) provoque un développement hâtif de ce rhizophore; celui-ci commence à s'allonger plus tôt que tous les autres rhizophores de même âge.

— Lorsqu'un fragment de plante subsiste entre le point d'insertion d'un rhizophore et la base de la bouture, le moment où ce porte-racines commence à s'allonger dépend à la fois de la longueur de ce fragment basal et de l'âge du rhizophore au moment du bouturage.

Si le porte-racines a déjà près de 300 μ de longueur (rh_3 et rh_2), il commence à se développer d'autant plus tôt, que le fragment de plante basal est plus court.

Si le rhizophore est très jeune (rh_1), et donc très proche de l'apex de la tige, sa réaction à l'ablation des parties basales de la plante est inversée par rapport à



Fig. 4. Boutures B_1 . Partie gauche: le jour du bouturage (longueur: 5 mm). Partie droite: 21 jours après. (fa: feuille angulaire; rh_1 : rhizophore nouvellement formé).

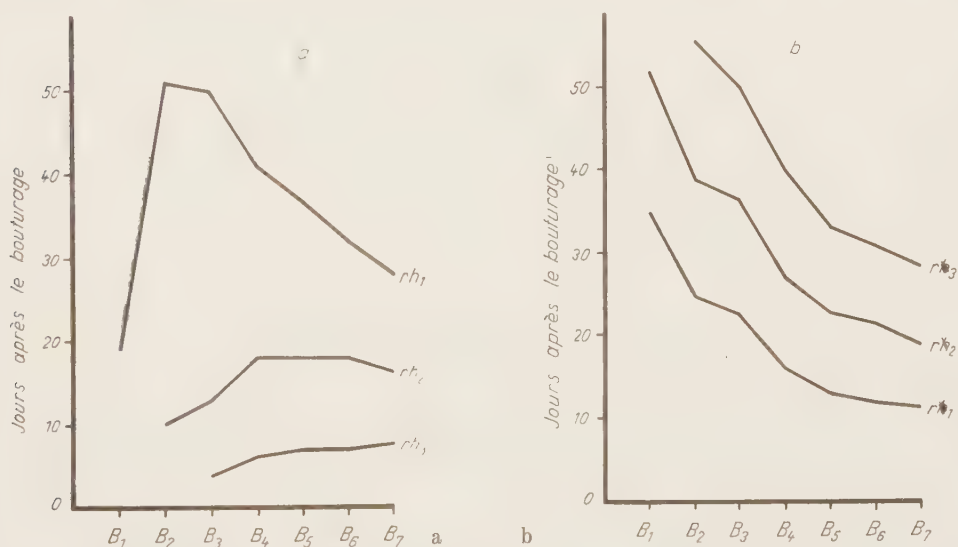


Fig. 5. a) Temps nécessaire pour 50 % des rhizophores (rh_1 , rh_2 et rh_3) provenant des différentes boutures (B_1 à B_7), atteignent 2 mm de longueur. b) Temps nécessaire pour que 50 % des boutures se ramifient pour la première (r_1), la deuxième (r_2) et la troisième fois (r_3).

celle des rhizophores plus âgés: le porte-racines se développe d'autant plus tard que le fragment basal est plus court. On constate, dans ce cas, que le rhizophore commence seulement à s'allonger lorsque la tige s'est déjà ramifiée un certain nombre de fois: c'est pourquoi la ramification de la tige a fait l'objet des observations suivantes.

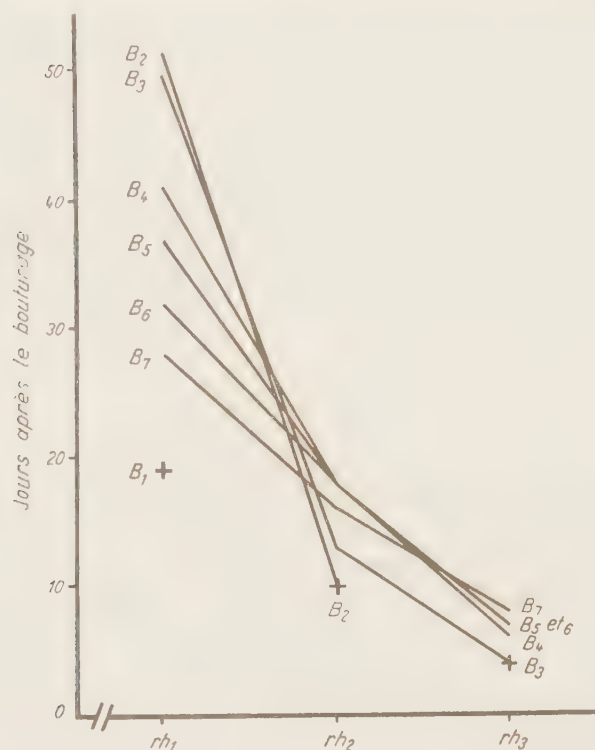


Fig. 6. Temps nécessaire pour que 50 % des rhizophores (rh_1 , rh_2 et rh_3), provenant des différentes boutures, atteignent 2 mm de longueur (+ rhizophores insérés à la base la bouture.)

3 — Influence du bouturage sur la ramification de la tige.

Au cours de la dernière expérience, le moment où, après le bouturage, la tige se ramifie pour la première, la deuxième et la troisième fois a été noté. Les médianes de ces valeurs sont données dans la figure 5b. On constate deux faits :

— Le moment où se produit la première ramification est fortement lié à la longueur de la bouture. Chez les boutures très courtes (B_1) il faut attendre 35 jours pour que 50 % des tiges se soient ramifiées pour la première fois. Les boutures les plus longues (B_5 à B_7) se ramifient peu de temps après le bouturage (8 à 10 jours). La partie correspondante de la courbe r_1 (fig. 5b) tend à devenir parallèle à l'axe des abscisses. On peut en déduire qu'en augmentant encore plus la longueur de la bouture, on modifierait peu l'instant où se produit la première ramification ; en ce qui concerne celui-ci, les boutures B_7 diffèrent peu des plantes qui continuent à croître sans être bouturées.

— L'intervalle de temps qui sépare les ramifications suivantes d'une bouture est, lui aussi, affecté par sa longueur. Les boutures longues se ramifient à un rythme

plus rapide que les boutures courtes: les boutures B_5 , B_6 et B_7 se ramifient tous les 8 ou 10 jours, tandis que les boutures B_1 et B_2 ne se ramifient que tous les 16 jours.

Ces trois expériences ont démontré que l'activité de l'apex caulinaire et le développement des porte-racines sont modifiés par l'ablation d'une partie plus ou moins importante des tissus adultes de la plante. Si on superpose les figures 5a et 5b, on remarque que, pour les boutures B_3 à B_7 , les courbes rh_1 de la figure 5a et r_3 de la figure 5b coïncident: les porte-racines rh_1 commencent à se développer au moment où la tige se ramifie pour la troisième fois. Cette coïncidence sera examinée lors de la discussion.

Discussion

1 — Sur des plants non bouturés de *Selaginella Kraussiana*, le rhizophore apparaît seulement lorsque la tige s'est déjà ramifiée un certain nombre de fois. Au moment où le rhizophore commence à s'allonger, les feuilles insérées à proximité de lui ont atteint leur taille définitive depuis longtemps. Au départ de chacune des expériences décrites il y avait, pour chaque tige, 3 rhizophores apicaux plus courts que 0,5 mm. Le bouturage change cette apparence morphologique. La modification est d'autant plus grande que la bouture est plus courte: il n'y a plus que 2 ramifications sans rhizophore visible pour les boutures B_4 à B_7 , une seule ramification pour les boutures B_2 et B_3 , et chez les boutures B_1 , le rhizophore se développe au niveau de la ramification la plus apicale (fig. 4, partie droite). Chez les boutures les plus courtes (B_1), ces modifications persistent pendant longtemps: 2 mois après le bouturage, il n'y a encore que 2 ramifications apicales sans rhizophore apparent, au lieu de 3. Plus la bouture est longue, plus l'aspect morphologique initial est reconstitué rapidement: ceci se produit, au bout de 36 à 39 jours pour les boutures B_3 et B_2 , 16 jours pour les boutures B_4 et, dès le neuvième ou le onzième jour pour les boutures B_5 à B_7 .

Nous avons analysé ces variations de forme à l'aide de 2 critères: le rythme d'apparition des rhizophores, et le taux de ramification de la tige principale. L'expérimentation a prouvé que tous deux ont été modifiés par le bouturage:

a) Les rhizophores: L'ablation des parties basales de la plante déclenche la croissance en longueur des rhizophores insérés directement au dessus de la coupure: la figure 6, qui résume les résultats de la dernière expérience, montre que les rhizophores rh_1 des boutures B_1 , rh_2 des boutures B_2 et rh_3 des boutures B_3 (représentés par une croix dans la figure), se développent toujours plus tôt que les autres rhizophores de même âge, mais plus éloignés de la coupure. Nous sommes, de ce fait, en présence d'un facteur se manifestant seulement directement au dessus de la coupure et dont l'action est indépendante de l'âge du rhizophore.

En outre, la figure 3 montre que la durée de la phase de latence, qui précède la poussée du rhizophore, dépend de la quantité de tissu adulte qui subsiste entre la coupure et le point d'insertion du porte-racines. En présence d'une grande masse de tissu adulte, la phase de latence est prolongée. La même conclusion peut être tirée de la figure 5a (rh₃). Si on considère les rhizophores plus jeunes que rh₃ au moment du bouturage, il n'en est pas ainsi; au contraire, c'est chez les boutures les plus courtes (B₂, B₃) que le rhizophore rh₁ pousse le dernier, et chez les boutures les plus longues (B₆, B₇) le premier. En présence d'une plus grande masse de tissu adulte, la croissance des méristèmes très jeunes est activée. Nous sommes donc amenés à supposer l'existence d'un deuxième principe, dont l'action dépend de la masse de tissu adulte restant, et de l'âge du méristème angulaire (ou, en d'autres termes, de la position de ce méristème par rapport à l'apex principal). En effet, le rhizophore rh₁ des boutures B₂, qui n'est séparé de la base de la bouture que par une entrefourche et une ramification, ne bénéficie pas de l'action stimulatrice décrite plus haut et liée à la proximité directe de la coupure; il commence à s'allonger plus tard que tous les autres rhizophores de même âge.

b) Les rameaux: L'analyse du moment où la tige se ramifie a montré que, dans le cas des boutures longues, c'est à dire lorsque beaucoup de tissu adulte est conservé, le fonctionnement de l'apex recommence, après le bouturage, beaucoup plus tôt que dans le cas des boutures courtes. Nous avons ici un phénomène que l'on peut mettre en parallèle avec les observations sur le développement des méristèmes angulaires (rh₁).

On est tenté de penser que l'ensemble des tissus adultes est producteur d'un principe, qui accélère l'activité méristématique, soit dans le méristème angulaire, soit dans l'apex même.

2 — Les modifications morphologiques consécutives au bouturage ont permis de découvrir un système de corrélations qui, pour *Selaginella*, est décrit pour la première fois. Depuis les travaux expérimentaux de BEHRENS (1897) sur *Selaginella inaequalifolia*, BRUCHMANN (1905) sur *S. Kraussiana*, WILLIAMS (1937) sur *S. Martensii* et *Lobii* et SEIDL (1941) sur *S. Martensii*, on connaissait l'influence de la partie apicale d'une tige sur la détermination du méristème angulaire, qui peut devenir rhizophore ou tige feuillée. SEIDL notamment a mis en évidence une influence hormonale de l'apex, qui tend à inhiber le développement du méristème angulaire en tige feuillée. Ces divers auteurs, n'ayant jamais expérimenté sur des boutures non décapitées, n'ont pu mettre en évidence le fait que les parties basales adultes exercent, elles aussi, une influence. En effectuant des boutures de différentes longueurs, nous avons découvert une corrélation entre, d'une part, les parties basales de la plante et, d'autre part, le rhizophore et l'apex de la tige principale. Il s'agit d'un système de facteurs qui régularise le développement de toute la plante, et qui est général,

étant donné qu'il a été mis en évidence, également (LÜCK 1966, DOBRINSKY 1967) chez *Tradescantia fluminensis* pour les plantes supérieures.

Résumé

1 — Des boutures de différentes longueurs de *Selaginella Kraussiana* A. Br. ont été effectuées et la croissance des 3 rhizophores les plus apicaux analysée; lors du bouturage ces porteurines ont moins de 0,5 mm de longueur.

2 — Suivant l'âge du rhizophore (évalué d'après sa position par rapport à l'apex de la tige) sa réaction au bouturage est différente. Les rhizophores relativement âgés (300 ou 400 μ de longueur lors du bouturage) commencent à s'allonger d'autant plus tôt que la bouture est plus courte; les rhizophores plus jeunes (méristèmes angulaires) s'allongent d'abord chez les boutures longues et ensuite chez les boutures plus courtes.

Quel que soit son âge, le rhizophore inséré directement au dessus de la coupure commence à s'allonger plus tôt (suppression de la phase de latence) que tous les autres rhizophores de même âge, mais plus éloignés de la base de la bouture.

A la suite du bouturage, le fonctionnement de l'apex (ramification) recommence beaucoup plus tôt dans le cas des boutures longues, que dans celui des boutures plus courtes.

3 — Il est mis en évidence un système de corrélations, qui agit sur les méristèmes (apex de la tige et méristème angulaire); l'ensemble des tissus adultes serait producteur d'un principe qui stimulerait l'activité méristématique. Un deuxième facteur, lié à la proximité de la coupure, a pour effet de déclencher la croissance du rhizophore, au détriment de la phase de latence.

Summary

1 — Shoot cuttings of different length from the most apical parts of *Selaginella Kraussiana* A. Br. were made and the growth of the three most apical rhizophores analysed; at the time of making the cuttings these rhizophores were less than 0.5 mm long.

2 — According to the age of the rhizophores, measured by its position in relation to the shoot apex, the reaction to cutting is different. Older rhizophores, 300—400 μ in length at the time of cutting, began to lengthen earlier when the cuttings are shorter; but younger rhizophores (angular meristems) of the longer cuttings lengthen first, followed by those of the shorter ones.

Irrespective of age, the rhizophores inserted directly above the cut commenced to lengthen sooner (by suppression of the lag-phase) than all the other rhizophores of the same age, but distant from the base of the cutting.

3 — A system of correlations is elucidated; this system acts on meristems (both of the stem apex and the angular meristem). The production of a stimulating principle can be ascribed to the adult tissue. This stimulant acts upon meristematic activity. A second factor, acting near the cut, causes the rhizophore growth, to the detriment of the lag-phase.

Références

- BEHRENS, J., 1897. Über Regeneration bei den Selaginellen. *Flora* **84**, 159—166.
 BERGER, A., FOULETIER, B., et LÜCK, H. B., 1966. Une technique pour recherches histogénétiques et biométriques. *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot. **17**, 15—19.

- BRUCHMANN, H., 1905. Von den Wurzelträgern der *Selaginella Kraussiana* A. Br. Flora **95**, 150—166.
- DOBRINSKY, H., 1967. Sur la régulation morphogénétique de la ramification. Dipl. d'Études sup. (Botanique), Fac. Sci., Université de Montpellier. Inéd.
- FOULETIER, B., 1966. Sur la croissance sous-apicale du rhizophore de *Selaginella Kraussiana* A. Br. Naturalia Monspeliensia, sér. Bot. **17**, 103—110.
- LÜCK, H. B., 1966. Verzweigungen bei Stecklingen, Ausdruck einer morphologischen Regulation. Comm. Generalvers. Deutsch. Bot. Ges. (Frankfurt).
- MATHER, K., 1964. Statistical analysis in biology. 5^e édition. Methuen & Co., Londres.
- SEIDL, W., 1940. Wuchsstoffuntersuchungen an *Selaginella Martensii* SPRING. Jb. wiss. Bot. **89**, 832—861.
- SNEDECOR, G. W., 1956. Statistical methods. Iowa State College Press, 5^e édition.
- WEBER, E., 1964. Grundriß der biologischen Statistik. 5^e édition. Fischer, Jena.
- WILLIAMS, S., 1937. Correlation phenomena and hormones in *Selaginella*. Nature (Lond.) **139**, 966.

Adresse des auteurs: BERNADETTE FOULETIER et Dr. HERMANN B. LÜCK, Institut de Botanique, 5, Rue Auguste-Broussonnet, Montpellier (France).

SUR LES CORRELATIONS CHEZ LES SELAGINELLES

II - TAILLE CELLULAIRE ET CROISSANCE DU RHIZOPHORE.

Introduction

La croissance en longueur des rhizophores⁽¹⁾ de Selaginella Kraussiana A. Br. peut être modifiée par le bouturage de la partie apicale d'une tige (FOULETIER et LÜCK, 1967). Après la séparation, la vitesse de la croissance devient nulle pendant une "phase de latence" d'autant plus longue que la bouture est plus importante, puis elle augmente à nouveau. Grâce à une nouvelle méthode de moulage (BERGER, FOULETIER et LÜCK, 1966), il est possible d'analyser ces phénomènes globaux au niveau cellulaire, afin d'élucider la part qui incombe à la multiplication des cellules dans le méristème et celle due à l'allongement cellulaire. La difficulté d'une telle approche réside dans le fait qu'un rhizophore une fois moulé n'est plus susceptible de servir à de nouvelles mesures.

Pour lier des observations stationnaires, limitées à des rhizophores qui ont atteint juste 2,5 mm, avec la cinétique de l'accroissement total, il convient de considérer, les variations de la longueur cellulaire le long d'un rhizophore. Partant de l'apex, les cellules devenant de plus en plus grandes, nous considérons donc, en premier lieu, les tailles des cellules à une distance donnée de l'apex et deuxièmement, le taux de la variation de cette longueur sur 100 µ.

Le mécanisme qui traduit le fait d'avoir "bouturé" une plante étant méconnu, un soin particulier est porté sur le rétablissement de l'enracinement des boutures. Des rhizophores âgés, présents sur les boutures émettent en effet rapidement des racines proprement dites, créant ainsi une situation physiologique qui n'est pas forcément comparable à celle d'une bouture non-enracinée .

(1) Les termes de rhizophore et de "racines proprement dites" sont employés dans un but descriptif, sans qu'ils soient appliqués à une prise de position sur leur nature morphologique .

Matériel et méthodes

Pour les expériences décrites, des boutures de 5 différentes longueurs, chacune en 7 répétitions, ont été utilisées. Les plus courtes (B_3) sont constituées par la partie apicale d'une tige comportant 3 ramifications, les plus longues (B_7) constituées par une partie apicale en comportant 7. La croissance du rhizophore (rh_3)^{et} inséré à l'angle de la troisième ramification caulinare depuis l'apex, mesurant $330 \pm 30 \mu$ ($P = 0,05$) au moment du bouturage, a été suivie jusqu'au moment où il a atteint $2,5 \pm 0,5$ mm afin que son épiderme puisse être moulé suivant la méthode BERGER, FOULETIER et LÜCK (1966); Il a été montré auparavant que le rapport entre les tailles des cellules le long du rhizophore varie avec la longueur de celui-ci (FOULETIER, 1966), et que pour une longueur de 2,5 mm, la vitesse relative de la croissance des rhizophores rh_3 est devenue la même, quelle que soit la longueur de la bouture (FOULETIER et LÜCK, 1967). Donc tous les rhizophores de 2,5 mm représentent un matériel comparable.

Sur chaque moulage, la longueur de 20 cellules est mesurée tous les 100 μ .

Les boutures ont été maintenues dans une chambre de culture ($21 \pm 2^\circ\text{C}$; humidité relative $75 \pm 5\%$; photopériode 16 : 8 h).

Entre les moments du bouturage et du moulage chez quelques boutures, les rhizophores plus âgés que rh_3 ont déjà émis des racines proprement dites. Les termes suivants, boutures "enracinées" (E), "semi-enracinées" (SE) et "non-enracinées" (NE) sont respectivement attribués aux boutures dont tous les rhizophores avaient émis des racines, à celles dont une partie seulement en portent et à celles qui en sont entièrement dépourvues.

- 3 -

Les fréquences de ces différents types de boutures sont :

type de bouture	Nombre de boutures		
	non-enracinées	semi-enracinées	enracinées
B ₃	7	-	- *
B ₄	3	-	4
E ₅	2	2	3
B ₆	3	-	4
B ₇	1	-	6

* Le rhizophore rh₃ est encore trop court pour porter des racines.

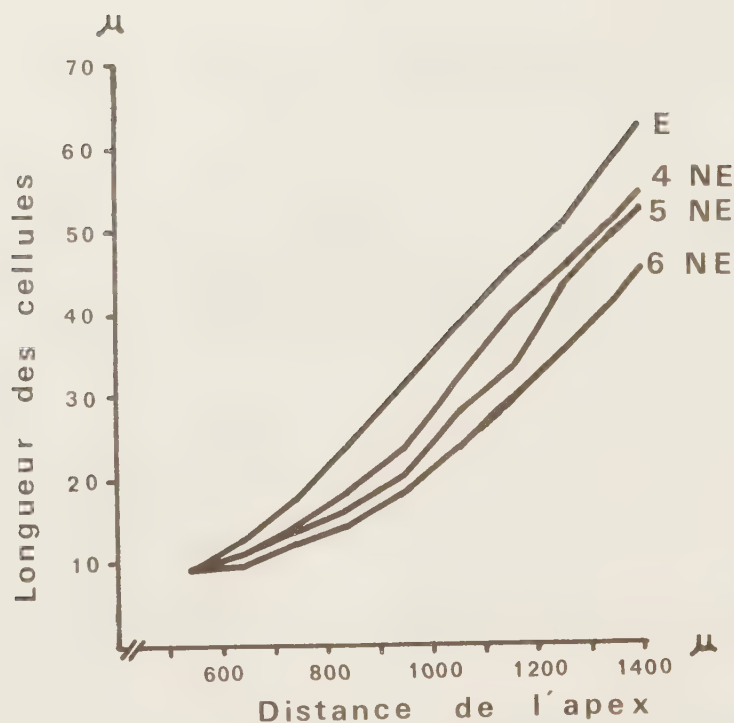


Fig. 1 : - Longueur moyenne des cellules épidermiques en fonction de leur position par rapport à l'apex du rhizophore rh_3 .
 Courbe E : Boutures B_4 , B_5 , B_6 et B_7 enracinées, et boutures B_3 .
 Courbes 4 NE, 5 NE et 6 NE : boutures B_4 , B_5 et B_6 non-enracinées.

Résultats.

Dans le tableau 1a sont données les longueurs moyennes des cellules épidermiques des rhizophores soit enracinées (E) soit non-enracinées (NE). Dans le tableau 1b figure l'augmentation de la longueur moyenne des cellules en fonction de leur distance de l'apex en $\mu/100 \mu$. La répartition des cellules de différente taille le long des rhizophores rh_3 est, entre 850 et 1450 μ , la même quelle que soit la longueur de la bouture ou le degré d'enracinement. Dans cette partie du rhizophore, cette taille augmente en moyenne de 6,4 $\mu/100 \mu$.

Pour la région de 550 à 850 μ , ce taux est, pour ceux qui se sont enracinés, de 4,8 $\mu/100 \mu$. En l'absence d'une émission de racines, il y a dans cette région, des différences entre les boutures de différentes longueurs. Bien que les boutures les plus courtes (B_3) sont encore parfaitement comparables aux boutures enracinées (4,8 $\mu/100 \mu$), la variation de la longueur des cellules devient de plus en plus faible à mesure que les boutures sont plus longues. Dans le cas extrême (B_7) le degré de cette variation tombe à environ $1/3$ (1,5 $\mu/100 \mu$) de celle qu'on peut observer chez la bouture la plus courte (B_3) et toutes les boutures enracinées. Ce fait est concomitant avec les changements de la taille absolue des cellules de la région considérée ; si chez les boutures B_7 non-enracinées celle-ci mesure en moyenne 12 μ , elle augmente régulièrement jusqu'à 16 μ chez les boutures B_3 , longueur égale à celle qu'on trouve chez les rhizophores de l'ensemble des boutures enracinées.

A titre d'exemple, les figures 1 et 2 illustrent ces faits d'une manière détaillée. L'influence du degré d'enracinement se dévoile clairement dans la figure 2 ; les boutures semi-enracinées ont une position intermédiaire (3,3 $\mu/100 \mu$ entre 550 et 850 μ de l'apex). La figure 3 montre la situation histologique dans le cas de boutures B_6 .

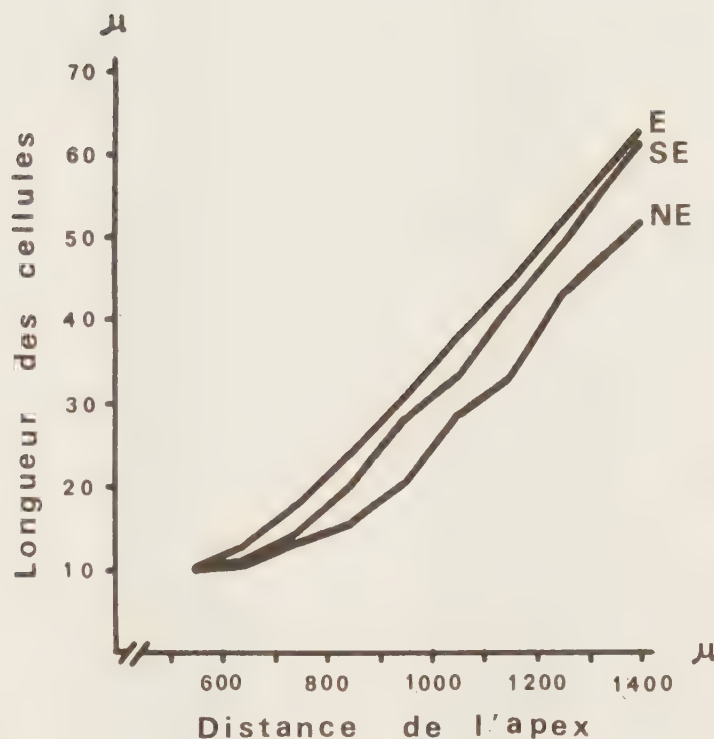


Fig. 2 : - Longueur moyenne des cellules épidermiques des rhizophores rh_3 issus de boutures B_5 , en fonction de leur position par rapport à l'apex.

Courbe E : les rhizophores rh_4 et rh_5 portent des racines.

Courbe SE : seul le rhizophore rh_5 porte des racines.

Courbe NE : boutures non-enracinées.

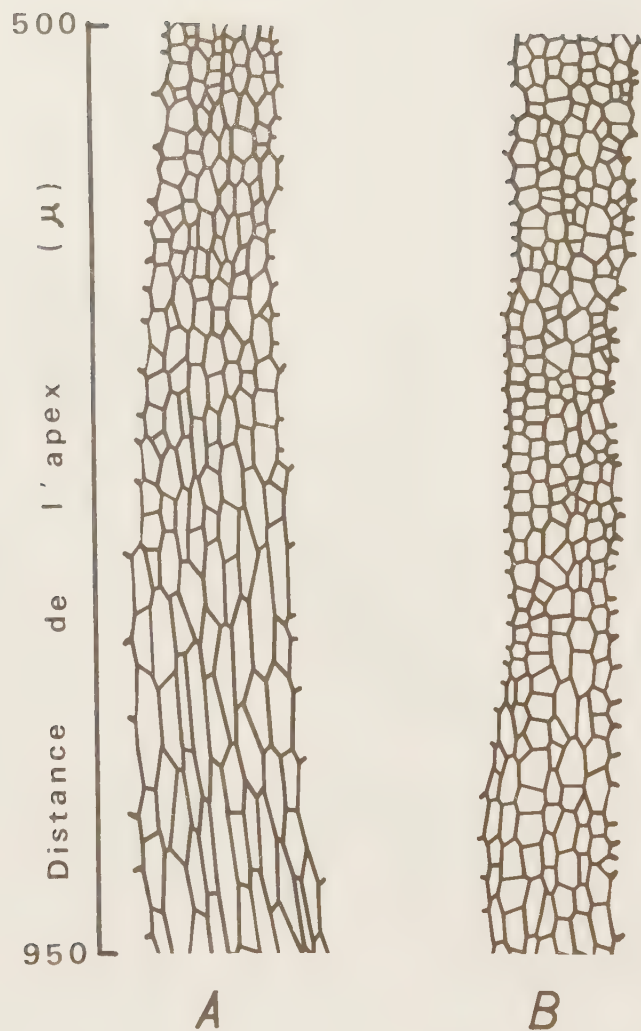


Fig. 3 : - Cellules épidermiques de 2 porte-racines issus de boutures B₆.

A : bouture enracinée .

B : bouture non-enracinée.

Il en ressort donc que pour les boutures non-enracinées, on trouve, entre 550 et 850 μ , des cellules épidermiques petites (12 μ) dans le cas des boutures longues, alors que chez les boutures courtes, ainsi que toutes les boutures enracinées, la taille est déjà de 16 μ . En d'autres termes, l'étendue de la "zone" à petites cellules, dite méristématique, est plus grande dans le premier cas.

Les mesures concernant la région entre 150 et 550 μ de l'apex sont également données dans le tableau 1; (la région entre 0 et 150 μ , représentant le renflement apical du rhizophore, n'est pas considérée car elle ne participe pas à la croissance en longueur).

Pour les boutures enracinées, la longueur des cellules méristématiques augmente légèrement avec l'importance des boutures. Seules les B_4 se différencient des autres par la réduction significative de la taille de ces cellules (8,4 μ contre 9,3 μ en moyenne). Ceci peut être imputé au fait qu'une telle bouture ne présente qu'un seul rhizophore sous-jacent à rh_3 , aussi, étant donné la faible quantité de racines émises, elle peut être rapprochée des boutures non-enracinées (voir l'explication donnée pour la figure 2 des B_5).

Entre 150 et 550 μ , la taille des cellules des boutures non-enracinées est du même ordre de grandeur que celle des boutures enracinées (9,5 μ). Cependant, il faut noter la particularité des boutures à 4 ou 6 rameaux qui ont des cellules significativement plus petites (en moyenne 8,7 μ). Si un tel phénomène peut être confirmé à l'aide d'un matériel plus important, l'idée d'une influence éventuelle de la répartition inégale des tissus sous-jacents s'imposera, étant donnée l'alternance de rameaux chez les Sélaginelles. Peut-être est-ce cet effet sectoriel qui se reflète également dans la petitesse des cellules des B_4 , à peine enracinées. Il est cependant certain que, s'il y a enracinement solide, ce phénomène sectoriel est supprimé.

Le long de la région considérée, le taux d'augmentation est le même pour toutes les plantes, quelle que soit leurs longueurs ($0,5 \mu/100 \mu$) ou quelles soient enracinées ou non.

On peut conclure que, dans cette région sous-apicale, lieu de nombreuses divisions, entre les différentes boutures, la variation de la taille des cellules est relativement homogène.

Afin de déterminer exactement le moment où le rhizophore destiné à être moulé atteint 2,5 mm, sa croissance a été suivie depuis le bouturage. Ces mesures ont été faites à titre indicatif, la vitesse de la croissance étant très sensible^{aux} irritations mécaniques. D'ailleurs, la croissance globale des rhizophores a été analysée antérieurement (FOULETIER et LÜCK, 1967).

Dans le tableau 2 figurent le nombre de jours écoulés depuis le bouturage pour que les troisièmes rhizophores atteignent 2,5 mm. Bien qu'il n'y ait pas de différences systématiques à noter entre les différentes boutures non-enracinées, il se dégage pour celles qui le sont, une augmentation progressive du temps nécessaire pour atteindre 2,5 mm. La même tendance se manifeste dans le cas des différentes boutures B_5 ; une augmentation du degré d'enracinement est couplée à un prolongement du temps de croissance.

Discussion

1. Il résulte de cette expérience, en ce qui concerne la répartition des cellules selon leur taille le long d'un rhizophore rh_3 de 2,5 mm, les observations suivantes :

a - L'enracinement des boutures a pour effet d'effacer toute influence éventuelle provenant de la longueur de celles-ci ; à n'importe quelle distance de l'apex du rhizophore on trouve, indépendamment de la longueur des boutures, des cellules de même taille.

b - L'influence sur le rhizophore rh_3 de la longueur des extrémités caulinaires bouturées devient discernable quand leurs autres rhizophores n'ont pas donné naissance à des racines proprement dites ; la taille cellulaire, à une distance donnée de l'apex, est d'autant plus petite que la bouture est plus longue. Ce fait et l'augmentation moyenne le long du rhizophore de la longueur des cellules sur 100 μ (tableau 1), prouve que, dans le cas des longues boutures non-enracinées, l'étendue de la région à petites cellules est plus importante que chez les boutures courtes.

c - Le troisième rhizophore depuis l'apex des boutures non-enracinées atteint la longueur de 2,5 mm environ une bonne semaine après le bouturage. Ce délai augmente considérablement dans le cas d'enracinement, d'autant plus que la longueur de la bouture est importante. Or, le bouturage peut être suivi d'un arrêt de croissance, dont la durée augmente encore ^{avec} la taille de la bouture (FOULETIER et LÜCK, 1967), mais aucune distinction entre les boutures enracinées ou non n'avait été faite. Le tableau 2 précise maintenant la conséquence de la variation du degré d'enracinement. Les différentes de temps absolus mis par les différentes boutures enracinées pour atteindre 2,5 mm correspondent aux différences des temps de latence. En effet, si on les retrace des valeurs données, le temps de croissance absolue est le même pour l'ensemble des boutures de l'expérience.

2 - L'ensemble de ces effets peut être, d'une manière plus cinétique, compris comme la résultante d'un changement dans le rapport du taux de divisions cellulaires sur la vitesse de la croissance en longueur des cellules, pendant la période post-bouturale. Dans le cas de non-enracinement, ^{dans la région sous-apicale,} ce rapport augmente au fur et à mesure que les boutures sont plus longues ; il y a extension de la région à petites cellules. Mais, si chez les boutures B_7 , non-enracinées, le rapport augmente au début, et si ces boutures atteignent aussi, comme les B_3 , en 8 jours 2,5 mm à partir d'une même longueur (330 μ), avec un même taux d'accroissement relatif global (40 %), alors il doit exister, par compensation, une zone à vitesse d'allongement stimulée par rapport aux mêmes zones des autres boutures.

Sachant que, - les rh_3 , lorsqu'ils ont 2,5 mm, poussent quelle que soit la longueur de la bouture, avec la même vitesse relative (40 %) et

- que les rh_3 des boutures non-enracinées atteignent toutes 2,5 mm, en partant de 330 μ , environ 8 jours après le bouturage, il est possible de conclure
- qu'en absence de racines, il y a après le bouturage une augmentation du taux de divisions global et
- que, dans le cas d'enracinement, le déclenchement de la croissance en longueur est différé dans le temps. Mais une fois celle-ci déclenchée, le rapport entre le taux de divisions et la vitesse d'allongement des cellules reste inchangé entre les différentes boutures.

3 - Le fait que le taux de changement de la longueur des cellules le long de l'axe du rhizophore, calculé pour un segment situé à une distance donnée de l'apex, est l'expression, à la fois, de la cinétique ~~de croissance~~ de la croissance d'une cellule d'une taille donnée, de l'accroissement de toutes les cellules entre celle-ci et l'apex, ainsi que de la néoformation des cellules, nous a conduit à mettre en rapport ce taux de variations avec la longueur

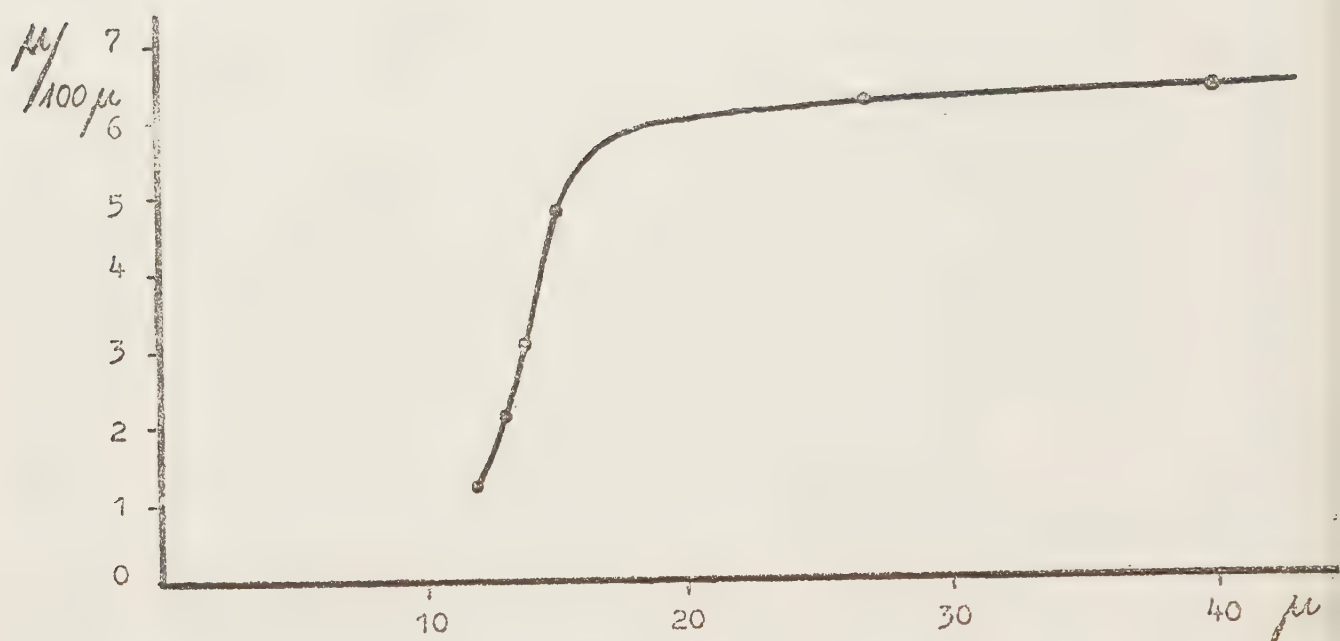


Fig. 4 :

- Variation de la longueur des cellules le long de l'axe d'un rhizophore rh_2 (en $\mu/100 \mu$) en fonction de la longueur moyenne des cellules (en μ).

moyenne des cellules de chaque région analysée, et ceci pour chaque longueur de boutures (fig. 4). Il se dégage qu'une relation unique est valable pour tous les types de boutures, enracinées ou non. Les différences observées dans l'agencement des cellules sont donc une caractéristique de l'ensemble des tissus en croissance, mais pas d'un changement dans le mécanisme même de l'allongement cellulaire, lequel, bien sûr, peut se dérouler plus ou moins vite.

En se basant sur la figure 4, il devient probable que ce sont les cellules de 15 à 20 μ qui, par une adaptation de leur vitesse de croissance, réagissent avec un effet compensateur signalé pour les non-enracinées ; l'agencement des cellules plus grandes que 25 μ n'est pas affecté par la différence de la longueur des boutures (tabl. 1b).

4 - Les effets du bouturage et de l'enracinement sont alors les suivants :

a - La conséquence de la séparation de la bouture est immédiate au niveau des cellules du rhizophore. Elle consiste dans une augmentation successive du nombre des divisions cellulaires, par comparaison aux rh_3 ^{rhizophores} provenant de plantes non-bouturées (FOULETIER, 1966) . La zone sous-apicale à petites cellules y est moins étendue (300 contre 400 μ). Toute une série d'expériences, faites sur les boutures de Tradescantia fluminensis (LÜCK, DOBRINSKY, FABRE, MONTEILLET, SARRAN, inéd.) a mis en évidence également cette réponse générale et immédiate sous la forme d'une poussée des bourgeons axillaires.

b - Une masse tissulaire importante, sous-jacente aux rhizophores rh_3 retarde l'enclenchement de l'élongation des cellules.

c - La formation des racines va à l'encontre d'une telle influence des masses tissulaires. En leur présence, les cellules, après leurs divisions, commencent à s'allonger plus tôt, d'ailleurs au même moment que pour les B_3 non-enracinées dépourvues de tissus sous-jacents.

d - Il se dégage de plus, une influence propre au système raculaire en formation. Elle se manifeste, après le bouturage, par un retard dans la reprise de la croissance du rhizophore rh_3 , d'autant plus fort que le nombre de racines est grand.

Références bibliographiques

- BERGER, A., FOULETIER, B., et LÜCK, H. B., 1966. Une technique pour recherches histogénétiques et biométriques. Naturalia Monspeliensia, sér. Bot. 17, 15-19.
- FOULETIER, B., 1966. Sur la croissance sous-apicale du rhizophore de Selaginella Kraussiana A. Br. Naturalia Monspeliensia, sér. Bot. 17, 103-110.
- FOULETIER, B., et LÜCK, H. B., 1967. Sur les corrélations morphogénétiques chez les Sélaginelles. Flora, 157 B, 101-111.

Résumé

1 - Des boutures de Selaginella Kraussiana A. Br. de différentes longueurs ont été effectuées. Pour chaque bouture, l'agencement cellulaire du rhizophore inséré au niveau de la troisième ramification de la tige, en partant de l'apex, a été analysé. Ces rhizophores mesuraient, en moyenne, 330 μ de longueur lors du bouturage, et 2,5 mm au moment où leurs cellules ont été mesurées.

2 - La croissance postbouturale du rhizophore est soumise à un mécanisme de corrélations entre les parties aériennes et raculaires de la bouture :

a- La séparation de la bouture provoque la formation de nouvelles cellules dans la région sous-apicale du rhizophore.

b- L'élongation générale des cellules se déclenche d'autant plus tard que la bouture est plus longue.

c- La néoformation des racines proprement dites permet l'enclenchement immédiat de l'allongement cellulaire et a donc un effet antagoniste à celui de la masse des tissus aériens.

d- La formation des racines retarde la reprise de la croissance du rhizophore.

TABLEAU I

a - Longueur moyenne (en μ) des cellules épidermiques situées entre 150 et 1450 μ de l'apex du rhizophore rh_3 .

type de bouture	distance de l'apex (en μ)					
	150 à 550		550 à 850		850 à 1450	
	E	NE	E	NE	E	NE
B ₃		9,5		16		41
B ₄	8,4	8,7		14		35
B ₅		9,5	16	13	41	32
B ₆	9,3	8,7		12		27
B ₇		9,5				(31)

b - Augmentation de la longueur moyenne des cellules le long du rhizophore rh_3 en fonction de la distance de l'apex (en $\mu/100 \mu$).

type de bouture	distance de l'apex (en μ)					
	150 à 550		550 à 850		850 à 1450	
	E	NE	E	NE	E	NE
B ₃	0,5			4,8		
B ₄				3,0		
B ₅			4,8	2,1	6,4	
B ₆				1,8		
B ₇				1,5		

Tous les moyennes et les coefficients de regression linéaire (test de linéarité positif) qui ne diffèrent pas significativement entre eux ($P \geq 0,05$; Duncan-test ; Weber 1964) ont été groupés en une valeur commune.

TABLEAU 2

Durée de la croissance (en jours) des rhizophores rh_3 des différents types de boutures, entre le jour du bouturage et le jour du moulage (accroissement entre 350 μ et 2,5 mm).

	B ₃	B ₄	B ₅	B ₆	B ₇
E	-	12,3	14,0	16,3	14,0
SE	-	-	11,5	-	-
NE	8,7	7,3	9,0	6,7	10,0

SUR LES CORRELATIONS CHEZ LES SELAGINELLES. III - MISE EN EVIDENCE D'UN PHENOMENE SECTORIEL.

Note (*) de M^{me} Bernadette FOULETTIER, transmise par M. Louis EMBERGER.

La vitesse de croissance des rhizophores de Selaginella Kraussiana A. Br. est corrélée à la répartition de part et d'autre de la tige des rhizophores et des rameaux sous-jacents.

L'analyse de la croissance des rhizophores de Selaginella Kraussiana a montré que, selon la longueur des boutures d'où ils sont émis, la durée de la phase de latence qui suit le bouturage est variable [(¹), fig. 2 et 3] : chez les boutures courtes à trois ramifications (B_3), le rhizophore inséré à la troisième fourche comptée depuis l'apex (rh_3) reprend sa croissance immédiatement après le bouturage ; chez les boutures plus longues, comportant 4 à 5 ou 6 à 7 ramifications, il ne repousse respectivement qu'au bout de 4 ou 7 jours environ. Au delà du septième jour, sa vitesse de croissance est la même, quelle que soit la longueur de la bouture. Pour les rhizophores plus jeunes, rh_2 et rh_1 , se produit un phénomène analogue (loc. cit., fig. 5a) ; l'inhibition de la croissance du rhizophore rh_3 est maximale lorsqu'il y a 3 à 4 rameaux sous-jacents ; elle est aussi maximale, dans le cas de rhizophores plus jeunes, pour un nombre de rameaux à peine inférieur (2 ou 3 pour rh_2 , et seulement 1 ou 2 pour rh_1).

En outre la dimension des cellules méristématiques du rhizophore rh_3 est liée à la répartition alternée, en nombre égal ou inégal selon la taille de la bouture, des rameaux de part et d'autre de la tige [(²), ^{p. 102} ~~fig. 1~~]. La position de ces rameaux a-t-elle également une influence sur la vitesse de croissance de ce rhizophore ?

45 tiges de Selaginella Kraussiana sont réparties en 3 groupes de boutures (fig. 1 : A, B et C). La longueur du rhizophore

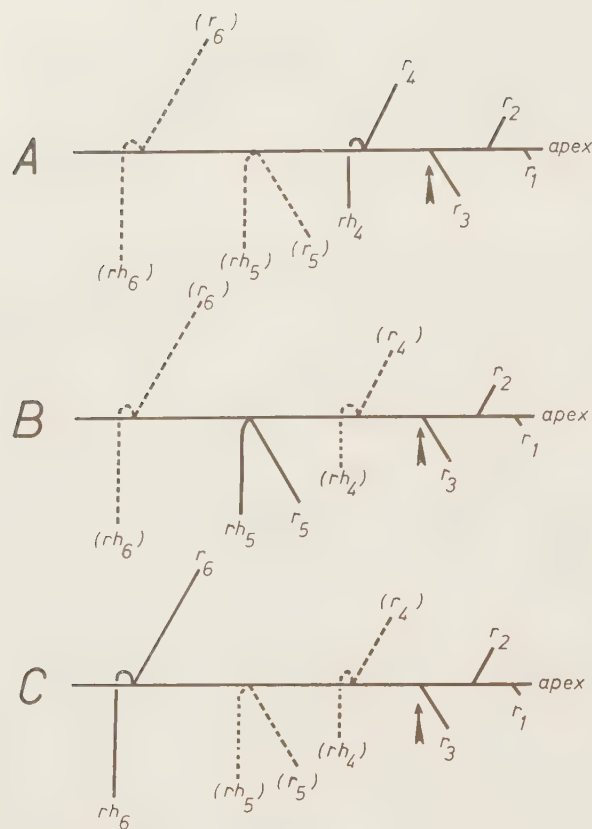


Fig. 1 : - Représentation schématique des divers groupes de boutures.
 Les rhizophores et les rameaux dessinés en pointillé sont enlevés le jour du bouturage. Les flèches indiquent l'emplacement du rhizophore étudié (rh_3). (r : rameau ; rh : rhizophore).

correspondant à la troisième ramification caulinare comptée depuis l'apex (rh_3) est mesurée chaque jour à heure fixe. Le jour du bouturage ces rhizophores ont en moyenne 395μ de longueur. Les boutures B_6 sont élaguées de telle sorte qu'un seul rameau et son rhizophore persistent entre le point d'insertion du rhizophore rh_3 et la base de la bouture. Suivant les groupes, ce rameau et ce rhizophore basaux sont insérés du même côté de la tige que rh_3 (groupe B) ou du côté opposé (groupes A et C). En vue de retarder l'émission de racines par le rhizophore inséré plus basalement que rh_3 , les boutures ne sont pas placées sur de la terre humide, comme lors des expériences précédentes [(1) et (2)]. Elles sont déposées dans des cristallisoirs de 30 cm de diamètre, sur un filet tendu horizontalement, à une distance de 10 cm du fond. Pour maintenir un degré hygrométrique élevé, les cristallisoirs contenant une mince couche d'eau sont recouverts d'une plaque de verre.

L'augmentation de longueur de rh_3 , survenue pendant les 5 jours qui suivent le bouturage, a été comparée, pour les différents groupes de boutures. La vitesse de croissance de ce rhizophore étant étroitement liée à sa longueur initiale, une analyse de covariance a été effectuée [(3), (4)]. Elle permet de contrôler la variabilité due aux éventuelles différences de la longueur initiale de rh_3 , pour ne tenir compte que de la variabilité inhérente au traitement.

Les résultats de l'analyse de covariance sont donnés dans le tableau 1. Pour un rhizophore de dimension donnée (395μ , corrigé), l'augmentation de longueur de rh_3 (Δl , corrigé), survenue pendant les 5 jours qui suivent le bouturage, est significativement plus importante ($P < 0,05$) quand le rhizophore et le rameau basaux sont situés du côté de la tige opposé à rh_3 (groupes A et C) que lorsque ces tissus basaux sont disposés du même côté (groupe B). Le rameau et (ou) son rhizophore retarde donc la croissance du rhizophore rh_3 inséré du même côté de la tige que lui.

- 3 -

On pourrait penser que la disparité de l'influence exercée par les tissus basaux, sur la croissance du rhizophore rh_3 , ne provient pas de la position différente de ces tissus dans les divers groupes de boutures, mais de leur âge. Le fait que les rhizophores rh_3 des groupes A (tissus basaux jeunes) et C (tissus basaux âgés) réagissent de manière semblable à l'expérimentation infirme cette hypothèse. C'est donc bien la position des tissus basaux, à droite et à gauche de la tige, et non leur âge, qui est à l'origine des différences observées. Ce phénomène sectoriel est normalement masqué par les influences émanant de l'ensemble des tissus basaux. En outre, la suppression d'une partie des tissus sous-jacents à rh_3 a entraîné un raccourcissement net de la phase de latence par comparaison aux boutures B_6 intactes ⁽¹⁾. Cet effet de l'ablation des 2 rameaux effectuée dans la présente expérience, confirme que la prolongation maximale est bien due à la présence de 3 à 4 rameaux sous-jacents.

Bien que de légères variations dans la taille cellulaire des rhizophores rh_3 - concomittantes à une répartition d'importance égale ou inégale de part et d'autre de la tige, du nombre de rameaux sous-jacents - aient été décelées, sur une gamme de boutures B_3 à B_7 ⁽²⁾, aucun lien ne peut être établi avec le phénomène sectoriel référé ici. Une corrélation des données n'est pas forcément nécessaire ⁽⁵⁾, car ces deux observations concernent différents niveaux d'intégration, morphologique et cellulaire, d'un même processus de développement. Tout comme dans le cas de la croissance des rhizophores, le phénomène sectoriel est faible au niveau cellulaire. Il est rapidement effacé soit par l'enracinement des rhizophores, soit par l'élongation cellulaire.

(*) Séance du

⁽¹⁾ B. FOULETIER et H. B. LÜCK, Flora, B, 157, 1967, p. 101-111.

⁽²⁾ B. FOULETIER et H. B. LÜCK, à paraître

⁽³⁾ K. MATHER, *Statistical analysis in Biology*. 5^{me} éd. Methuen and Co., London, 1964.

⁽⁴⁾ E. WEBER, *Grundriss der Biologischen Statistik*, 6^{me} éd., Fischer

Jena, 1967.

(⁵) H. B. LÜCK, Bull. Soc. Bot. Fr., Mém., : 220-225, 1966.

(Service de Botanique analytique - CNRS- , Traverse
de la Barasse, 13 - Marseille, 13^{me}).

TABLEAU 1

Groupe	l_0 en μ	Δl en μ	l_0 corrigé en μ	Δl corrigé en μ
A	406	1608	395	1483
B	410	980		811
C	368	1586		1877

Tabl. 1 : - Augmentation moyenne de la longueur (Δl) du
rhizophore rh_3 au cours des 5 jours qui suivent
le bouturage. (l_0 : longueur initiale moyenne du
rhizophore). Les valeurs, corrigées à la suite d'une
analyse de covariance, correspondant aux groupes A
et C ne diffèrent pas significativement entre elles,
mais diffèrent de celle du groupe B.

DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALES

L'ensemble des travaux de ce recueil apporte des précisions sur les conditions nécessaires pour la présence d'un rhizophore, sur son mode de croissance et sur le rôle régulateur joué par les parties basales de la plante sur sa croissance.

I- Quelles conditions permettent la présence d'un rhizophore?

Du fait que, chez Selaginella Kraussiana, un rhizophore est présent au niveau de chaque ramification caulinare, et parce que le rameau et les feuilles voisines sont déjà bien développées alors que le rhizophore est encore réduit à l'état de méristème angulaire, on pourrait penser que sa présence dépend de la ramification de la tige. Nos observations démontrent, au contraire, l'indépendance du rhizophore vis-à-vis de celle-ci et de la phyllotaxie ; en effet, un rhizophore peut être présent à un niveau de la tige dépourvu de rameau et de feuille angulaire.

Par contre la présence du rameau est toujours liée à la présence de la feuille angulaire et du rhizophore : le long des parties adultes des tiges il n'y a jamais de rameau sans feuille angulaire et sans rhizophore. Par conséquent on peut prévoir, au moment où la tige se ramifie, l'existence d'un rhizophore, et d'une feuille angulaire au niveau de la ramification correspondante.

Selon BUVAT (1955) le premier indice de la ramification caulinare consiste dans la division des cellules apicales

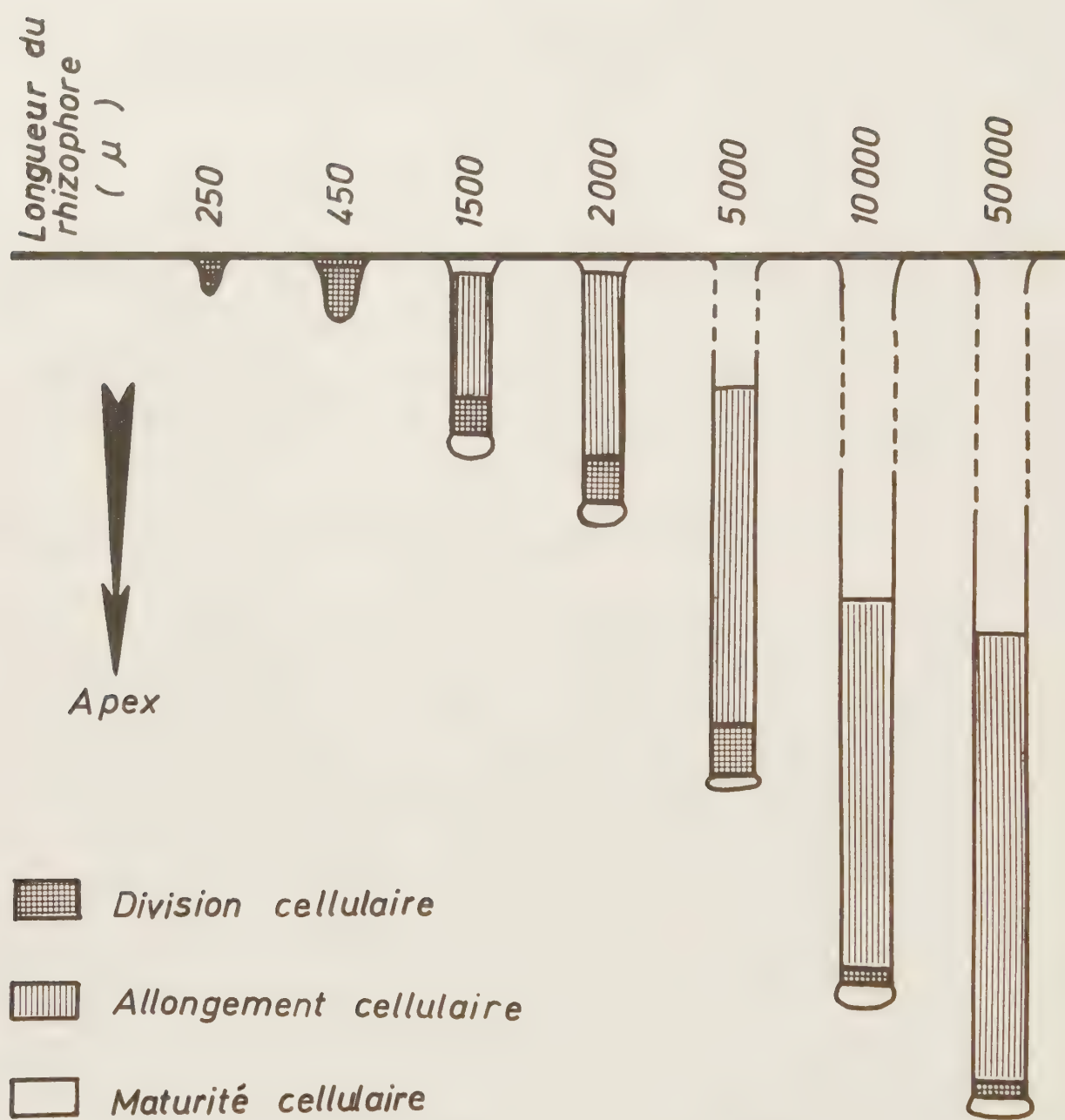


Fig. 1 : - Importance relative, pour des rhizophores de plus en plus longs (âgés), des parties où la croissance résulte principalement de la division ou de l'allongement cellulaires, et de la zone de maturité cellulaire.- Remarquer l'étalement de la partie du rhizophore où la croissance résulte essentiellement de l'allongement des cellules et la réduction de la partie méristématique.

axiales, inactives pendant les périodes où la tige croît sans se ramifier ; c'est probablement à ce moment-là que la présence du futur rhizophore est induite.

II- La croissance du rhizophore

Nos résultats sur la croissance du rhizophore de S. Kraussiana complètent les travaux de NÄGELI et LEITGEB (1868), BRUCHMANN (1905), WEBSTER et STEEVES (1964) et CODRON (1967). Tous ces auteurs avaient analysé les premiers stades de sa croissance, au cours desquels l'allongement du rhizophore résulte de la segmentation d'une cellule apicale et de la subdivision des segments auxquels elle a donné naissance. Ces mêmes auteurs avaient également décrit la formation des méristèmes radiculaires.

L'étude cinétique de la croissance du rhizophore met en évidence, au cours des différentes étapes de son développement, certaines modifications des processus de croissance : celles-ci résident essentiellement en une diminution de l'activité mitotique globale - laissant à l'allongement cellulaire total un rôle de plus en plus important - et un changement de l'orientation des divisions cellulaires.

A- Rôles respectifs des divisions et de l'allongement cellulaires

L'importance relative des parties du rhizophore où la croissance résulte surtout soit de la division, soit de l'allongement cellulaire, et des parties où la croissance a cessé, varie au cours du développement du rhizophore (fig. 1).

Tant que la longueur de celui-ci ne dépasse pas 400 ou 500 μ , les divisions cellulaires sont, initialement, seules responsables de sa croissance. Elles se produisent sur toute l'étendue

du rhizophore. Pour un accroissement de la longueur du rhizophore égal à $100\ \mu$, 10 à 12 divisions perpendiculaires à l'axe longitudinal du rhizophore sont nécessaires.

Un peu plus tard (rhizophore de $500\ \mu$) se différencie vers la base une région où la croissance résulte uniquement de l'allongement des cellules. Lorsque le rhizophore a entre 650 et $1000\ \mu$ de longueur, l'activité mitotique diminue au niveau des cellules épidermiques de la partie apicale qui deviennent collenchymateuses. Les cellules de la partie apicale profonde continuent à se diviser, contribuant à l'accroissement des méristèmes radiculaires qui augmentent de volume. L'activité méristématique responsable de l'accroissement en longueur du rhizophore se poursuit alors le long d'une région sous-apicale, séparée de l'apex par une distance de 130 à $150\ \mu$. Quand la longueur du rhizophore est voisine de $1500\ \mu$ se forme à sa base une courte zone de maturité cellulaire. L'allongement des cellules contribuant de plus en plus à la croissance du rhizophore, cette zone est repoussée loin de l'apex par la "zone d'allongement cellulaire" qui s'étale.

Au fur et à mesure que le rhizophore s'allonge les nouvelles cellules qui atteignent l'état de maturité sont plus longues. C'est seulement au moment où le rhizophore atteint la longueur d'environ $5\ \text{mm}$ que la taille maximale moyenne des cellules ($190\ \mu$) peut être observée. A partir de ce stade les cellules cessent de s'allonger lorsqu'elles atteignent, en moyenne, cette longueur limite.

Tant que la longueur du rhizophore ne dépasse pas 7 à $8\ \text{mm}$, pour un accroissement donné de sa longueur, se produit un nombre d'autant moins important de divisions cellulaires que le rhizophore est plus long. Les divisions contribuent de moins en moins à la croissance du rhizophore, tandis que l'allongement cellulaire tend à jouer un rôle essentiel. Mais lorsque le rhizophore atteint près de $10\ \text{mm}$ de longueur, un état d'équilibre s'installe entre division et allongement cellulaires ; chaque fois que la longueur

totale du rhizophore augmente de 1 mm le nombre des divisions perpendiculaires à l'axe longitudinal est alors constant et seulement égal à 5 par file cellulaire.

Cette phase du développement est aussi celle où la largeur finale du rhizophore est pratiquement atteinte. De plus, c'est également à partir de ce stade que la distance séparant l'apex de la zone de maturité cellulaire augmente d'une façon moins sensible que lors des phases précédentes du développement.

Conclusion : - Tant que le rhizophore est jeune (plus court que 10 mm) son mode de croissance subit des variations nombreuses et rapides. Plus tard, lorsque la longueur du rhizophore est voisine de 10 mm, son mode de croissance se stabilise et devient sinon constant, du moins soumis à des variations moins brusques.

B- Orientation des plans de division cellulaire

Au cours de la croissance du rhizophore la direction des divisions cellulaires se modifie. Lors des premiers stades du développement, au cours desquels les divisions cellulaires se produisent sur toute la longueur du rhizophore, 50 % des parois cellulaires nouvellement formées sont perpendiculaires à l'axe longitudinal du rhizophore et 50 % coïncident avec cet axe. Les divisions sont orientées de manière à contribuer d'une part égale à l'accroissement en largeur (augmentation du nombre de files cellulaires) et en longueur (augmentation du nombre de cellules par file) du rhizophore.

A mesure que le rhizophore s'allonge la fréquence relative des divisions cellulaires diminue, et l'orientation de celles-ci change. Le pourcentage de divisions responsables de l'accroissement en longueur du rhizophore est, de plus en plus, important. Chez les rhizophores de 1 à 12 mm l'orientation des parois cellulaires nouvellement formées est soumise à un gradient le long de la zone méristématique : vers l'apex les divisions

continuent à contribuer d'une part égale à l'accroissement en longueur et en largeur du rhizophore, tandis que vers la base de cette zone 90 % des divisions cellulaires sont responsables de l'accroissement en longueur. Chez les rhizophores très âgés (50 mm), même les cellules situées directement en arrière du renflement apical se divisent de manière à favoriser la croissance en longueur.

C- Périodicité

Des variations périodiques, affectant l'orientation des plans de division cellulaire et l'étendue de la zone méristématique sous-apicale, sont mises en évidence. Chaque fois que la longueur totale du rhizophore augmente de 800 μ , les fréquences relatives des divisions perpendiculaires à l'axe du rhizophore et l'étendue de la zone méristématique sont maximales.

III- Influence des parties basales de la plante sur la croissance du rhizophore

L'influence des parties basales de la plante sur la croissance des rhizophores insérés au niveau des 3 ramifications les plus apicales de chaque tige a été analysée, en effectuant des boutures plus ou moins longues. Au moment du bouturage tous ces rhizophores se trouvent à un stade où la croissance résulte essentiellement de la division des cellules. Le plus jeune (rh_1) a de 30 à 40 μ de longueur et croît avec la participation d'une cellule apicale. La longueur du second (rh_2) est voisine de 200 μ . C'est à peu près à ce stade que la cellule apicale disparaît. Le plus âgé (rh_3) mesure au moment du bouturage entre 300 et 400 μ . A ce stade des divisions cellulaires se produisent encore sur toute l'étendue du rhizophore, mais l'allongement cellulaire est sur le point de se manifester visiblement vers sa base.

L'ablation de toutes les parties de la plante, basales par rapport à l'insertion de l'un de ces rhizophores, provoque un développement hâtif de celui-ci : il se développe plus tôt que tous les autres rhizophores du même âge mais séparés de la base de la bouture par une quantité plus ou moins importante de tissus. La phase de latence, au cours de laquelle le rhizophore très jeune a normalement une vitesse de croissance extrêmement réduite, est supprimée et la croissance reprend immédiatement après le bouturage. Cet effet est indépendant de l'âge du rhizophore et il est de courte durée : à partir du moment où les rhizophores atteignent 1 mm de longueur (de 3 à 8 jours après le bouturage) leur vitesse relative de croissance est la même, qu'ils occupent sur la bouture une position basale ou non.

Une analyse histologique démontre que cet effet est lié à un enclenchement précoce de l'élongation des cellules.

Si une certaine quantité de tissus subsiste entre la base de la bouture et l'insertion du rhizophore, la réponse au bouturage diffère suivant l'âge du rhizophore. Pour les rhizophores très jeunes (rh_1) on observe une inhibition maximale de la croissance en présence de 1 à 2 rameaux sous-jacents et de leurs rhizophores et racines. La quantité de tissus nécessaires pour obtenir une inhibition maximale des rhizophores plus âgés est légèrement supérieure : respectivement 2 à 3 pour rh_2 et 4 pour rh_3 . Cette inhibition maximale résulte d'une prolongation maximale de la phase de latence.

En présence d'une quantité donnée de tissus aériens (1 rameau et 1 rhizophore par exemple) subsistant entre la base de la bouture et l'insertion de rh_3 , la vitesse de croissance de ce dernier dépend de la position de ces tissus basaux à droite ou à gauche de la tige dorsiventrals. Pendant les 5 jours qui suivent

le bouturage la vitesse de croissance de ce rhizophore est maximale lorsque le rameau basal et son rhizophore sont insérés du côté de la tige opposé à rh_3 , ceci indépendamment de l'âge de ces tissus basaux. Ce phénomène sectoriel est habituellement masqué par l'enracinement.

L'analyse histologique de rhizophores ayant 2,5 mm de longueur et provenant de boutures plus ou moins longues et à divers degrés d'enracinement permet de déceler les effets propres aux parties basales aériennes et souterraines de la plante.

La séparation de la bouture entraîne une augmentation du nombre des divisions cellulaires par comparaison aux rhizophores provenant des plantes non bouturées. Cet effet est comparable à celui qui se traduit chez les plantes supérieures par la poussée de bourgeons axillaires (LUCK, DOBRINSKY, FABRE, MONTEILLET, SARRAN, inéd.).

Une masse importante de tissus aériens, insérés entre la base de la bouture et rh_3 , retarde l'enclenchement de l'élongation des cellules.

La formation des racines exerce sur l'histogénèse de rh_3 un effet antagoniste à celui des tissus aériens; en présence de racines les cellules, après leurs divisions, commencent à s'allonger plus tôt que lorsque la bouture est sans racines.

Il se dégage de plus une influence propre au système racinaire en formation. Elle se manifeste, après le bouturage, par un retard dans la reprise de la croissance du rhizophore rh_3 d'autant plus fort que le nombre de racines est grand.

RESUME

La cinétique de la croissance du rhizophore de Selaginella Kraussiana A. Br. et les rapports entre ce rhizophore et les autres parties de la plante sont analysés.

Au cours du développement du rhizophore les processus de croissance se transforment. Ces modifications affectent notamment :

- les taux relatifs de division et d'allongement cellulaires,
- la dimension des cellules ayant atteint l'état de maturité et
- l'orientation des divisions cellulaires.

De plus l'étendue de la zone méristématique et l'orientation des plans de division cellulaire subissent des variations périodiques.

L'analyse de formes anormales, obtenues expérimentalement, démontre que la présence d'un rhizophore à un certain niveau de la tige est indépendante de la ramification caulinaires. Par contre la présence du rameau est liée à celle du rhizophore et de la feuille angulaire.

L'étude de la vitesse de croissance de rhizophores provenant de boutures plus ou moins longues montre que, quel que soit son âge, le rhizophore inséré à la base de la bouture commence à s'allonger plus tôt (suppression de la phase de latence) que tous les autres rhizophores de même âge, mais plus éloignés de la base de la bouture.

Lorsqu'un fragment de tige persiste entre la base de la bouture et le rhizophore étudié, la réaction du rhizophore au

bouturage diffère suivant son âge (évalué d'après sa position par rapport à l'apex de la tige). Les rhizophores relativement âgés (300 ou 400 μ de longueur) commencent à s'allonger d'autant plus tôt que la bouture est plus courte; les rhizophores plus jeunes (méristèmes angulaires) s'allongent d'abord chez les boutures longues, et ensuite chez les boutures plus courtes.

Pendant les premiers jours consécutifs au bouturage la vitesse de croissance du rhizophore est également liée à la répartition des rameaux et des autres rhizophores de part et d'autre de la tige dorsiventrale. Ce phénomène sectoriel est ensuite masqué par l'enracinement.

A la suite du bouturage le fonctionnement de l'apex (ramification) recommence beaucoup plus tôt dans le cas des boutures longues, que dans celui des boutures plus courtes.

L'analyse de la configuration cellulaire des rhizophores insérés au niveau de la troisième ramification en partant de l'apex, et appartenant à des boutures plus ou moins longues, permet de déceler l'influence propre aux tissus aériens et souterrains sur l'histogénèse du rhizophore. L'élongation générale des cellules se déclenche d'autant plus tard que la bouture est plus longue. La néoformation des racines proprement dites permet l'enclenchement immédiat de l'allongement cellulaire et a donc un effet antagoniste à celui de la masse des tissus aériens. La formation des racines retarde la reprise de la croissance du rhizophore consécutive au bouturage. De plus la séparation de la bouture provoque la formation de nouvelles cellules dans la région sous-apicale du rhizophore.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AVERY (G.S.), PIPER (J.M.) et SMITH (P.), 1945.- Cell number in successive segments of Avena coleoptiles of different ages : material for the biochemist. Amer. Journ. Bot., 32, 575-579.
- BEHRENS (J.), 1897.- Über Regeneration bei den Selaginellen. Flora, 84, 159-166.
- BERGER (A.), FOULETIER (B.) et LÜCK (H.B.), 1966.- Une technique pour recherches histogénétiques et biométriques. Naturalia Monspeliensia, sér. Bot. 17, 15-19.
- BRUCHMANN (H.), 1905.- Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br. Flora, 95, 150-166.
- BUVAT (R.), 1955.- Fonctionnement de l'apex des tiges dichotomes et bistéliques de Selaginella Kraussiana Brown. C. R. Acad. Sc., 241, 1979-1982.
- CODRON (D.), 1967.- Analyse expérimentale de la valeur morphologique du rhizophore de deux Sélaginelles (S. kraussiana A. Br., S. uncinata Spring). D.E.S., Bot. Paris, inédit.
- CUSICK (F.), 1954.- Experimental and analytical studies in Pteridophytes. XXV. Morphogenesis in Selaginella Willdenovii Baker. Anglemeristems and angle-shoots. Ann. Bot. N.S., 171-181.
- DANGEARD (P.A.), 1889.- Essai sur l'anatomie des Cryptogames vasculaires. res. Le Botaniste, Caen, 1, 211-270.
- DOBRINSKY (H.), 1967.- Sur la régulation morphogénétique de la ramification. D.E.S., Bot. Montpellier, inédit.
- DUTHIE (A.V.), 1922.- Studies in the morphology of Selaginella

- pumila Spring. I. The vegetative organs of the sporophyte.
Trans. Roy. Soc. South Africa, 201-212.
- EMBERGER (L.), 1960.- Les végétaux vasculaires, fascicule I, in
 CHADEFAUD et EMBERGER, Traité de Botanique systématique. 2, Ed.
 Masson, Paris.
- ERICKSON (R.O.) et GODDARD (D.R.), 1951.- An analysis of root growth
 in cellular and biochemical terms. Growth, 15, 89-116.
- ERICKSON (R.O.) et SAX (K.B.), 1956.- Rates of cell division and
 cell elongation in the growth of the primary root of Zea mays.
Proc. Amer. Phil. Soc., 100, 499-514.
- FOULETIER (B.), 1966.- Sur la croissance sous-apicale du rhizophore
 de Selaginella Kraussiana A. Br. Naturalia Monspeliensia, sér.
 Bot., 17, 103-110.
- FOULETIER (B.), 1968.- Variabilité morphologique chez Selaginella
Kraussiana A. Br. Bull. Soc. Bot. Fr., Mém.
- FOULETIER (B.).- Modifications des processus de croissance au cours
 du développement du rhizophore de Selaginella Kraussiana A. Br.
 A paraître.
- FOULETIER (B.).- Sur les corrélations chez les Sélaginelles. III.
 Mise en évidence d'un phénomène sectoriel. A paraître.
- FOULETIER (B.) et LUCK (H.B.), 1967.- Sur les corrélations morpho-
 génétiques chez les Sélaginelles. Flora, 157 B, 101-111.
- FOULETIER (B.) et LUCK (H.B.).- Sur les corrélations chez les Sélagi-
 nelles. II. Taille cellulaire et croissance du rhizophore. A
 paraître.
- FRIESNER (R. C.), 1920.- Daily rhythms of elongation and cell divi-
 sion in certain roots. Amer. Journ. Bot., 7, 380-407.
- GOEBEL (K.), 1905.- Morphologische und biologische Bemerkungen.
 16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selagi-
 nellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen.
Flora, 95, 167-212.

- GOODWIN (R. H.) et STEPKA (W.), 1945.- Growth and differentiation in the root tip of Phleum pratense. Amer. Journ. Bot., 32, 36-46.
- HABER (A. H.) et FOARD (D. E.), 1963.- Nonessentiality of concurrent cell divisions for degree of polarization of leaf growth. II. Evidence from untreated plants and from chemically induced changes of the degree of polarization. Amer. Journ. Bot., 50, 937-944.
- HABER (A. H.) et FOARD (D. E.), 1964.- Further studies of gamma irradiated wheat and their relevance to use of mitotic inhibition for developmental studies. Amer. Journ. Bot., 51 (2), 151-159.
- HARVEY-GIBSON (R. J.), 1894.- Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus Selaginella Spr. Part. I. The stem. Ann. Bot., 8, 133-206.
- HARVEY-GIBSON (R. J.), 1902.- Contributions towards a knowledge of the genus Selaginella. Part IV. The root. Ann. Bot., 16, 449-466.
- LÜCK (H. B.), 1962.- Sur l'histogénèse et la différenciation cellulaire. Ann. Sci. Nat., 12^e série, Bot., 3, 1-23.
- LÜCK (H. B.), 1966.- Verzweigungen bei Stecklingen, Ausdruck einer morphologischen Regulation. Comm. Generalvers. Deutsch. Bot. Ges., (Frankfurt).
- LÜCK (H. B.), 1966.- Sur la traduction morphogénétique de la cinétique cellulaire pendant la croissance des entre-nœuds de Tradescantia fluminensis Vahl. Bull. Soc. Bot. Fr., Mém., 220-225.
- MARTENS (P.), 1934.- Le relief cuticulaire et la différenciation épidermique des organes floraux. La Cellule, 43, 289-320.
- MARTENS (P.), 1934. Recherches sur la cuticule. III. Structure, origine et signification du relief cuticulaire. Protoplasma, 20, 483-515.
- MATHER (K.), 1964.- Statistical analysis in biology. 5^e édition. Methuen and Co., Londres

- NÄGELI (C.) et LEITGEB (H.), 1868.- Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. wiss. Bot., 4, 124-158.
- ROSSELLO (S.), 1966.- L'anatomie de Selaginella Willdenowii Baker et la notion de polystélie. Naturalia Monspeliensia, sér. Bot., 17, 189-216.
- SACHS (J.), 1872.- Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stünslichen und täglichen Aenderungen des Längenwachstums (Streckung) der Internodien. Arbeiten Bot. Inst. Würzburg. I, 99-192.
- SCHOUTE (J. C.), 1938.- Morphology. In Manual of Pteridology, The Haag, 1-64.
- SEIDL (W.), 1941.- Wuchsstoffuntersuchungen an Selaginella Martensii Spring. Jb. wiss. Bot., 89, 832-861.
- SMITH (G. M.), 1938.- Cryptogamic Botany. II. Bryophytes and Pteridophytes., Mc Graw-Hill book company, New York and London.
- SNEDECOR (G. W.), 1956.- Statistical methods. Iowa State College Press, 5^e édition.
- TREUB (M.), 1877.- Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii Spring. Musée botanique de Leide, 1-26.
- UPHOF (J. C.), 1920.- Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus Selaginella. The root. Ann. Bot., 34, 493-517.
- VAN TIEGHEM (P.), 1871.- Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. Ann. Sci. Nat., 5^e série, 13, 88-99.
- VAN TIEGHEM (P.), 1891.- Traité de Botanique. Paris, Librairie F. Savy, 2^e édition.
- WEBSTER (T. R.) et STEEVES (T. A.), 1967.- Developmental morphology of the root of Selaginella Martensii Spring. Canadian Journ. Bot., 45, 395-404.
- WEBSTER (T. R.) et STEEVES (T. A.), 1964.- Developmental morphology of the root of Selaginella Kraussiana A. Br. and Selaginella Wallacei Hieron. Canad. Journ. Bot., 42, 1665-1676.

WEBER (E.), 1964.- Grundriss der biologischen Statistik. 5^e édition, Fischer, Jena.

WILLIAMS (S.), 1931.- An analysis of the vegetative organs of Selaginella grandis Moore, together with some observations on abnormalities and experimental results. Trans. Roy. Soc. Edinburg, 57, Part I, 1-24.

WILLIAMS (S.), 1937.- Correlations phenomena and hormones in Selaginella Nature (Lond.), 139, 966.

WORSDELL (W. C.), 1910.- The rhizophore of Selaginella. New Phytol., 9, 242-253.

Vu et permis d'imprimer

Montpellier, le

Le Doyen de la Faculté
des Sciences,

